ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

PARIS. — TYPOGRAPHIE A. HENNUYER, RUE DARCET, 7.

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

HENRI DE LACAZE-DUTHIERS

MEMBRE DE L'INSTITUT DE FRANCE
(Académie des sciences)
PROFESSEUR D'ANATOMIE COMPARÉE ET DE ZOOLOGIE A LA SORBONNE
(Faculté des sciences)
FONDATEUR ET DIRECTEUR DES LABORATOIRES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE
DE ROSCOFF (FINISTÈRE)
ET DE LA STATION MARITIME DE BANYULS-SUR MER (PYRÉNÉES-ORIENTALES)
(Laboratoire Arago)

DEUXIÈME SÉRIE

TOME SEPTIÈME

1889

PARIS
LIBRAIRIE DE C. REINWALD
15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15

NOTES ET REVUE

I

ÉTUDES SUR LE SANG, SON ROLE ET SA FORMATION DANS LA SÉRIE ANIMALE.

DEUXIÈME PARTIE. INVERTÉBRÉS.

Note préliminaire;

Par L. Cuénot.
Docteur ès sciences naturelles, préparateur à la Faculté des sciences de Paris.

Cette note est le résumé d'un travail qui paraîtra prochainement, et sur lequel j'ai publié précédemment deux notices [1].

J'appelle *amibocytes* les corpuscules amiboïdes du sang (corpuscules blancs, leucocytes des Vertébrés) ; ils renferment des granules réfringents, diversement colorés, que je désigne sous le nom de *granules albuminogènes* ou *ferment albuminogène*. Ce sont les amibocytes, et surtout les granules qu'ils contiennent, qui sont chargés, à mon avis, de la formation de l'albuminoïde du sang (albumine du sérum des Vertébrés), quel que soit celui-ci. Je renvoie d'ailleurs à ma première note pour plus de détails sur cette nomenclature. Les amibocytes sortent des glandes lymphatiques, remplis de granules albuminogènes ; ceux-ci s'usent peu à peu; le protoplasma même de la cellule disparaît, et enfin celle-ci est réduite au noyau, qui se dissout à son tour : telles sont les phases constantes de l'évolution de ces éléments.

Céphalopodes. — Le sang des Céphalopodes renferme un albuminoïde dissous, l'hémocyanine, chargé à la fois de la respiration et de la nutrition des tissus, comme l'a démontré M. Fredericq. Les seuls éléments figurés qu'il contienne sont des amibocytes, tout à fait typiques, dont le noyau est souvent contourné, bilobé, comme celui des globules blancs chez les Vertébrés.

La glande lymphatique chargée de la formation de ces amibocytes est une glande blanchâtre, arrondie, appendue au cœur branchial (appendice branchio-cardiaque, glande péricardiale, Grobben); elle reçoit de nombreux vaisseaux du cœur branchial ; chacun d'eux se divise en petites branches, toutes revêtues d'un épais manchon conjonctivo-cellulaire, figurant ainsi une sorte d'éponge. Dans ces manchons, on trouve de nombreux noyaux qui s'entou-

[1] Même titre (*Archives de zoologie expérimentale*, *Notes et Revue*, p. XLIII, 2e sér., t. V, 1887). — *Sur les glandes lymphatiques des Céphalopodes et des Crustacés décapodes* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CVIII, no 16, 23 avril 1889).

rent de granules albuminogènes, forment de véritables amibocytes et passent ensuite dans le courant circulatoire.

La glande branchiale (Joubin) n'a aucun rapport avec la production des amibocytes; son rôle est encore mal déterminé.

Gastéropodes. — Le sang renferme de l'hémocyanine, plus ou moins colorée, sauf dans le genre *Planorbis*, où il y a de l'hémoglobine (Ray-Lankester) ; les amibocytes sont normaux.

La glande lymphatique des *Doris* est placée sur les ganglions cérébroïdes (*blood-gland* de Bergh); elle est richement vascularisée par l'artère cérébrale, et formée d'un lacis conjonctif enfermant dans ses mailles de nombreux noyaux, qui évoluent en amibocytes.

Chez le *Pleurobranchus aurantiacus*, l'*Oscanius membranaceus*, le *Pleurobranchæa Meckelii*, c'est une grosse glande placée sur l'aorte antérieure, tout près du cœur, et découverte par M. de Lacaze-Duthiers (glande indéterminée), qui remplit la fonction lymphatique ; son histologie est identique à celle de la *Doris*.

Chez la *Philine aperta*, la glande lymphatique est placée à la pointe du cœur, et reçoit des rameaux des aortes antérieure et postérieure; c'est la glande rouge de M. Vayssière.

Chez les Pulmonés terrestres (*Helix, Arion, Limax*), les gros vaisseaux du poumon sont entourés d'un manchon conjonctif fort épais, où se trouvent de nombreux noyaux destinés à se transformer en amibocytes ; chez le *Planorbis corneus*, les amas lymphatiques sont plus spécialement localisés dans les trois grandes crêtes qui parcourent le poumon ; chez la *Lymnea stagnalis*, ils sont intimement intriqués avec les vaisseaux pulmonaires, si bien qu'on ne peut les distinguer que sur les coupes.

Chez les Pectinibranches, c'est dans la branchie même que se trouve la glande lymphatique ; les lames branchiales (*Paludina vivipara*) renferment une anse vasculaire en forme d'∩, dont les branches sont séparées par un rachis conjonctif, bourré de noyaux qui évoluent en amibocytes. On retrouve plus ou moins nettement ce rachis lymphatique chez beaucoup d'autres Pectinibranches.

Chez les *Trochus*, il y a dans chaque lame branchiale un rachis lymphatique, comme chez la Paludine ; chez l'*Haliotis*, en dessous de chaque branchie, au nombre de deux comme l'on sait, se trouve dans le manteau une glande mal limitée, parcourue par un réseau veineux allant se jeter dans le vaisseau branchial efférent, et dont les cellules ont nettement la signification lymphatique. Chez la *Fissurella reticulata*, c'est dans le vaisseau efférent même que se trouve la couche glandulaire, directement baignée par le sang qui retourne au cœur.

Lamellibranches. — L'hémocyanine, rarement bien caractérisée, existe chez la plupart de ces Mollusques; deux d'entre eux, l'*Arca tetragona* et le *Solen legumen* (Ray-Lankester), ont à la fois des amibocytes et des hématies à hémoglobine.

La glande lymphatique n'est pas, à proprement parler, une glande ; elle est diffuse et fort difficile à mettre en évidence ; on la trouve dans tous les cas

au voisinage du vaisseau branchial afférent, sur le trajet du sang qui va respirer. Chez l'*Arca tetragona*, elle forme à la fois des hématies et des amibocytes; elle est donc homologue à la *rate* des Vertébrés.

Tuniciers. — Chez les Ascidies, le sang ne renferme qu'une petite quantité d'albuminoïde dissous; pour suppléer à cette infériorité, les amibocytes accumulent à leur intérieur des produits de réserve très variés; chez toutes les espèces, on trouve des corpuscules renfermant de nombreux granules de graisse, accompagnés très souvent par d'autres bourrés d'albuminoïdes; enfin une troisième variété contient des granules d'un rouge orangé, décolorables par l'eau bouillante et l'alcool, de nature inconnue, qui sont assez abondants pour donner leur teinte à certaines Ascidies (*Ascidia mentula, Phallusia sanguinolenta*). En somme, le polymorphisme des éléments sanguins est fort grand, mais je crois qu'on peut tous les rapporter à des amibocytes ayant fabriqué différents produits nutritifs. Chez un certain nombre d'espèces (notamment *Ctenicclla appendiculata*), on trouve en outre de grandes vésicules incolores, que je rapporte à des hématies.

Je ne suis point parvenu à trouver la glande lymphatique; j'ai examiné notamment la glande prénervienne; elle n'en présente pas suffisamment les caractères pour que je puisse me prononcer avec certitude.

Bryozoaires. — Les amibocytes renfermés dans les loges sont formés par le funicule, comme l'a démontré Joliet; on sait que c'est le funicule qui forme les œufs, en grande partie les spermatoblastes, et enfin les statoblastes et les bourgeons. Nous sommes donc en présence d'une glande lymphatique formatrice des produits sexuels; nous en trouverons ailleurs d'autres exemples.

Crustacés. — Chez les Décapodes, le sang renferme de l'hémocyanine et des amibocytes très normaux, à gros granules albuminogènes. Il y a deux ordres de glandes lymphatiques; l'une est située dans la branchie même, soit entre les vaisseaux afférent et efférent (Crabes, Pagures), soit dans l'un de ceux-ci (chez l'Écrevisse, dans le vaisseau efférent); l'autre est formée par un développement du péricarde qui, sur les côtés, se dilate en deux poches, facilement injectables par les vaisseaux branchio-cardiaques, et bourrées d'amas lymphatiques et de produits de réserve. Elles sont beaucoup mieux développées chez les Crabes que chez les Pagures et les Macroures; ces poches péricardiques sont situées dans la cavité branchiale, de chaque côté du cœur.

Pycnogonides. — Chez ces animaux, outre les amibocytes normaux, à granules albuminogènes, on trouve de nombreuses hématies incolores (ballons de Dohrn). Je n'ai pas trouvé la glande lymphatique.

Arachnides. — Le sang renferme souvent de l'hémocyanine (Scorpions), parfois un albuminoïde jaunâtre, très différent (*Epeira diadema*). J'ai trouvé la glande lymphatique chez les Scorpions; elle est accolée à la chaîne nerveuse ventrale du préabdomen (glande annexe de Blanchard et Houssay); elle est constituée par une fine trame conjonctive, bourrée de noyaux et cellules, dont la transformation en amibocytes est facile à constater.

Insectes. — Le sang des Insectes peut renfermer beaucoup de produits différents; la chenille du *Saturnia pyri* présente le plus haut point de complication : le sang oxydé à l'air laisse déposer des granules noirâtres que Kruken-

berg désigne sous le nom d'*Uranidine*, et dont le rôle et la composition sont inconnus ; il renferme encore de la fibrine, un albuminoïde primitivement jaune qui devient noirâtre à l'air, et que j'ai appelé *hémoxanthine;* enfin, en le traitant par l'alcool, on en retire une lutéine jaune, très voisine de la xanthophylle végétale, sinon identique avec elle (Poulton). Les albuminoïdes, parfaitement homologues à l'hémoglobine et à l'hémocyanine, sont surtout très variables dans leur teinte et les phénomènes d'oxydation qu'ils présentent: on trouve ainsi l'*hémophéine* (type : *Dytiscus*, *Blaps*, etc.), l'*hémoprasine* (type : chenilles des *Pieris brassicæ* et *rapæ*), l'*hémocrocine* (chenille *Saturnia cynthia*), l'*hémochlorine* (chenille *Harpygia vinula*), etc., et enfin l'hémoglobine chez la larve du *Chironomus plumosus*. Pour arriver à définir les albuminoïdes, il faut les séparer de tous les corps accessoires : fibrine, lutéine, uranidine, quand ils existent ; ces détails ne peuvent trouver place ici.

Les éléments figurés du sang sont des amibocytes; chez les Chenilles, ils accumulent une grande quantité de produits de réserve, surtout des albuminoïdes, pour la phase chrysalide. Chez la chenille du *Cossus ligniperda*, il se forme à l'intérieur des amibocytes, des cristalloïdes protéiques, incrustés d'acide urique et de carbonate de chaux, qui se répandent ensuite dans le sang où on les trouve en grand nombre.

La glande lymphatique est constituée par le tissu péricardial (Pericardialzellen) ; c'est un amas de petits lobules placés autour du cœur, notamment sur les muscles aliformes ; ces lobules sont remplis de protoplasma et renferment de nombreux noyaux ; ceux-ci s'entourent de granules albuminogènes, deviennent amiboïdes et passent par diapédèse dans la cavité générale dont ils constituent les amibocytes. Chez les Lépidoptères, on trouve, dans les lobules péricardiques, de gros noyaux mesurant jusqu'à 50 μ, qui sont les centres de formation des nouveaux noyaux. Chez les autres Insectes, les nucléus sont tous de même taille et se reproduisent par simple segmentation.

La larve du *Chironomus plumosus*, déjà intéressante par la présence de l'hémoglobine, n'a pas de corpuscules figurés dans le sang ; ils sont remplacés, quant à leurs fonctions assimilatrices, par des granules réfringents, accumulés dans le corps adipeux, notamment dans sa partie céphalique colorée en vert clair ; ces granules correspondent au ferment albuminogène habituel des amibocytes.

Annélides polychètes. — On peut étudier séparément le liquide cavitaire et l'appareil vasculaire. Les amibocytes du premier sont formés par de petites glandes, placées sur les septums, souvent au voisinage de l'entonnoir néphridien ; elles ont été signalées pour la première fois par Meyer. Je les ai retrouvées chez les *Polycirrus*, l'Aphrodite, l'Hermione, le Chétoptère, etc.

Chez nombre d'Annélides sédentaires, ce sont les chloragogènes (*Spirographis*, *Psygmobranchus*) qui donnent naissance aux amibocytes ; on voit ces cellules, bourrées de granules colorés, devenir amiboïdes, se détacher des vaisseaux qu'elles recouvrent et passer dans le liquide cavitaire.

Il y a des hématies à hémoglobine chez les Glycères, les Capitellides, le *Polycirrus hematodes* et la *Leprea lapidaria* (Claparède). Chez les Glycères, elles tirent leur origine d'un amas cellulaire placé autour de la chaîne ner-

veuse ventrale, et formé d'hématies en voie de développement ; chez le *Dasybranchus caducus*, de deux tubes placés également sur les côtés du cordon nerveux, et dont le contenu est pareillement formé de jeunes hématies.

Chez quelques Annélides (*Aphrodite aculeata, Hermione hystrix, Chetopterus variopedatus, Marphysa*), les produits génitaux se forment aux dépens des glandes lymphatiques ; au milieu de celles-ci, les œufs naissent et se développent jusqu'à complète maturité. C'est un exemple tout semblable à celui des Bryozoaires.

L'appareil vasculaire renferme de petits amibocytes, différents de ceux de la cavité générale, destinés à former l'albuminoïde qu'on y trouve (hémoglobine, chlorocruorine, etc.). Les glandes formatrices sont bien nettes chez les Térebelliens, les Cirratuliens, etc., où elles sont représentées par le *corps cardiaque ;* celui-ci est formé de cordons irréguliers, vivement colorés, remplis de noyaux, qui évoluent en amibocytes et s'échappent dans le liquide vasculaire en emportant quelques granules des cordons.

La glande renfermée dans le cœur du *Polyophtalmus pictus* (Meyer) est également une glande lymphatique. Enfin les pseudo-valvules des vaisseaux chez la *Nereis Dumerilii*, constituées par une tige conjonctive portant une ou deux cellules, n'ont d'autre rôle que de former des amibocytes.

Oligochètes. — Chez les Oligochètes, notamment le Lombric, le tube digestif et les vaisseaux adjacents sont recouverts de grandes cellules, bourrées de gros granules jaunes, réfringents, que Claparède a appelées *Cellules chloragogènes*. Au moyen de réactifs appropriés, on constate que les granules sont formés d'une matière albuminoïde. Ces chloragogènes se détachent, tombent dans la cavité générale et y deviennent amiboïdes ; leurs granules sont peu à peu utilisés pour la nutrition, et finalement on a des amibocytes incolores, très différents comme taille de la forme originelle.

Les chloragogènes absorbent donc les produits de la digestion, les convertissent en albumine, qu'ils vont répandre ensuite dans la cavité générale ; elles représentent une glande lymphatique, dont les fonctions sont plus importantes encore que d'habitude.

Hirudinées. — Chez les Hirudinées supérieures (*Hirudo*, *Aulastoma*, *Nephelis*), l'appareil vasculaire tout entier correspond, non pas à celui des autres Annélides, mais bien à la cavité générale, comme le prouvent l'embryologie et l'anatomie comparée. Sur les vaisseaux se trouvent des tubes creux, parcourus par le sang, très pelotonnés, et revêtus intérieurement d'une couche de grandes cellules à granules jaunes très réfringents : ce sont les *tubes bothryoïdaux* (Ray-Lankester), très developpés chez les *Nephelis*, un peu moins chez *Hirudo* et *Aulastoma ;* ils ne sont pas intracellulaires, comme le dit Bourne dans son beau travail sur les Hirudinées ; ce sont des prolongements vasculaires en cæcum, qui se revêtent postérieurement de cellules granuleuses. Dans ces tubes, outre les cellules, il y a des amas de noyaux qui donnent naissance aux amibocytes de l'appareil vasculaire.

Outre les tubes bothryoïdaux, on trouve encore, sur les tractus conjonctifs qui parcourent le corps, des accumulations de ces mêmes granules jaunes, formant ainsi un réseau de fibres pigmentées très ramifiées, surtout très ser-

rées près de l'intestin ; c'est ce que Ray-Lankester a appelé *tissu vaso-fibreux*. Il n'a aucun lien avec les tubes bothryoïdaux : c'est un système tout à fait distinct.

Au milieu des tubes bothryoïdaux et des tractus vaso-fibreux se trouvent de nombreuses cellules qui accumulent à leur intérieur des granules protéiques ; ce sont des cellules de réserve, comme je l'ai démontré en les nourrissant artificiellement avec une solution de peptone. Je pense que les granules jaunes des tubes et des tractus représentent aussi une matière de réserve fabriquée dès les premiers temps du développement, et dérivée peut-être de l'hémoglobine.

Chez les Hirudinées inférieures (*Pontobdella, Clepsine*), avec la cavité générale plus ou moins différenciée en vaisseaux il coexiste le véritable appareil vasculaire, mais très réduit. A la place des tubes bothryoïdaux et des tractus granuleux on trouve de grandes cellules bourrées de granules jaunes, comme précédemment, et accompagnées comme toujours par les cellules protéiques de réserve.

Géphyriens. — Les Géphyriens inermes (*Phascolosoma, Sipunculus*) présentent des particularités très intéressantes : le liquide périviscéral renferme, outre les produits génitaux, des amibocytes à granules albuminogènes, d'autres qui ont accumulé des granules albuminoïdes (amibocytes de réserve), des hématies renfermant un albuminoïde dissous, oxydable à l'air, que Krukenberg, tout en méconnaissant sa composition, a appelé *hémérythrine*. Chez le *Sipunculus nudus*, on trouve aussi des urnes, organites ciliés monocellulaires, qu'on a souvent rapportées à des Infusoires parasites ; je les ai retrouvées chez divers *Phascolosoma* de la Méditerranée, mais cette fois pluricellulaires, composées d'une trentaine de cellules, ce qui tranche tout à fait la question du parasitisme. Les urnes et coupes ciliées n'ont d'autre but que de brasser le liquide périviscéral ; ils viennent ainsi en aide aux cils vibratiles, beaucoup plus développés chez les espèces dépourvues de ces organites ciliés.

Enfin on trouve dans le sang de grandes vésicules, creuses, mono ou pluricellulaires, dont l'origine et la signification me sont tout à fait inconnues.

La glande lymphatique est représentée par ce qu'on appelle communément l'*appareil vasculaire ;* il est formé d'un boyau cæcal, qui court sur la portion rectiligne de l'œsophage, du côté dorsal, et qui communique avec la cavité des tentacules ; il y a souvent aussi un boyau ventral conformé de même (*Sipunculus nudus*). Ces boyaux, dont la cavité est traversée par de petits septums conjonctifs revêtus de houppes vibratiles, renferment une zone cellulaire qui produit les hématies et les amibocytes ; ceux-ci se détachent, continuent leur développement dans l'intérieur du vaisseau et enfin sortent dans la cavité générale par rupture de sa paroi. Le prétendu appareil vasculaire a donc en grande partie la signification d'une glande lymphatique.

Les urnes ciliées du Siponcle se forment sur la paroi externe du boyau dorsal ; elles ont d'abord la forme d'une vésicule creuse, pédiculée, fixée sur la paroi, qui se segmente ensuite en deux : le segment supérieur prend la forme d'une urne et se détache dans le liquide ambiant ; le segment inférieur se divise à nouveau ou se détache à son tour, et ainsi de suite. A part toute

autre considération, on voit qu'il n'y a rien là dedans qui puisse ressembler à un développement d'Infusoire.

Chez les Géphyriens armés (*Bonellia viridis*), les choses sont toutes différentes; le liquide périviscéral, tout à fait incolore, ne renferme que des amibocytes parfaitement normaux. La glande lymphatique est représentée par des manchons cellulaires qui entourent le vaisseau ventral et ses branches inférieures, et leur donnent un aspect glandulaire parfaitement décrit et figuré par M. de Lacaze-Duthiers, dans son travail classique. Ces manchons renferment de nombreux noyaux, qui s'entourent de ferment et forment ainsi des amibocytes, qui émigrent dans le cœlôme. Il est à noter que l'ovaire est formé sur le prolongement du manchon lymphatique ventral ; nous sommes encore en présence de la formation des œufs par un tissu primitivement lymphatique, comme chez les Bryozoaires et les Annélides.

Échinodermes. — Chez les Oursins, le liquide périviscéral renferme une très petite quantité d'albuminoïde dissous et de très nombreux corpuscules se rattachant tous aux amibocytes, qui accumulent à leur intérieur différents produits de réserve, graisse ou albumine.

Les amibocytes, tels qu'ils sortent des glandes lymphatiques, sont incolores ou renferment quelques granules jaunes, qu'on retrouve en abondance dans beaucoup d'organes (tube digestif, mésentère, glandes lymphatiques) et dont j'ignore la nature (substance excrémentitielle ou matière de réserve?). Dans un grand nombre de ces corpuscules, il s'accumule des granules protéiques, incolores, qui finissent par les envahir complètement; ils rentrent alors les pseudopodes, ne se déplacent plus qu'en masse, en rampant pour ainsi dire, et prennent le nom de *corpuscules mûriformes*.

Beaucoup d'autres fabriquent de la graisse, sous forme de granules d'un rouge brun, bien connus de tous ceux qui ont étudié les Oursins ; Mac-Munn a appelé ce corps *échinochrome*, et lui a attribué, ainsi que Geddes, un rôle respiratoire. J'ai reconnu que c'était une graisse parfaitement caractérisée qui est mise en réserve, absolument comme chez les Ascidies.

Les amibocytes à granules protéiques ou à échinochrome, une fois formés, passent par diapédèse dans tous les tissus et servent à leur nutrition, suppléant ainsi à l'insuffisance du liquide périviscéral.

En outre de ces diverses variétés d'amibocytes, on trouve des corpuscules vibratiles, ressemblant tout à fait à des spermatozoïdes, qui errent librement dans le liquide cavitaire ; comme les urnes ciliées des Sipunculides, ils ont pour fonction de brasser les amibocytes, venant ainsi en aide aux cils vibratiles.

Les amibocytes incolores sont formés par la glande ovoïde (Prouho chez *Dorocidaris*) et les vésicules de Poli, qui sont des glandes lymphatiques parfaitement caractérisées et non pas des organes excréteurs, comme on l'a prétendu récemment (Hartog, frères Sarazin).

Chez les Crinoïdes (Comatule), la cavité générale renferme des amibocytes normaux, à granules de ferment albuminogène, dont un grand nombre se remplissent de granules protéiques jaunes et passent ensuite dans les tissus pour les nourrir. La seule glande lymphatique est la glande ovoïde (organe axial).

Chez les Astérides et les Ophiurides, les amibocytes renferment seulement des granules de ferment; il n'y a pas d'amibocytes de réserve, aussi le liquide périviscéral renferme-t-il une quantité beaucoup plus grande d'albumine dissoute. Les glandes lymphatiques sont fort nombreuses chez les premiers; ce sont notamment la glande ovoïde et les cordons génitaux, les corps de Tiedemann et les vésicules de Poli ; chez les seconds, la glande ovoïde et les vésicules de Poli. Il y a aussi des hématies à hémoglobine chez l'*Ophiactis virens* (Fœttinger).

On sait que chez les Crinoïdes (Perrier), les Astérides et les Ophiurides (Cuénot), et peut-être chez les Oursins, la glande ovoïde donne naissance à des prolongements sur lesquels bourgeonnent les organes génitaux. Nous sommes encore une fois en présence de la formation des produits sexuels par les cellules lymphatiques, comme chez les Bryozoaires, les Annélides et la Bonellie.

Chez les Holothurides, il y a de nombreux amibocytes incolores, dont beaucoup accumulent des matières de réserve sous forme de granules protéiques. On trouve aussi des hématies à hémoglobine chez la *Cucumaria Planci*, la *Thyonella gemmata* (Howell) et la *Thyone aurantiaca*. Les vésicules de Poli sont des glandes lymphatiques destinées à former seulement les amibocytes incolores; on trouve aussi chez les Holothuries, comme chez les Oursins et la Comatule, des amas de granules jaunes, notamment dans le mésentère et les vésicules de Poli, dont beaucoup sont englobés par les amibocytes nouvellement formés.

Considérations générales. — Le milieu intérieur des Invertébrés mérite le nom de sang, aussi bien que le liquide rouge des Vertébrés ; souvent c'est le même albuminoïde qui sert à la fois à la respiration et à la nutrition, comme l'ont démontré Ray-Lankester et Fredericq (hémoglobine, hémocyanine, hémophéine, hémoprasine, etc.). Chez beaucoup de types, il y a des hématies parfaitement caractérisées, renfermant soit de l'hémoglobine ou de l'hémérythrine (Géphyriens), soit des albuminoïdes incolores, difficiles à caractériser (Ascidies, Pycnogonides). Enfin, chez un grand nombre d'espèces, la respiration s'opère par simple osmose et l'albuminoïde du plasma ne joue plus qu'un rôle nutritif.

Très souvent le liquide sanguin est suppléé ou aidé dans ses fonctions nutritives par les amibocytes eux-mêmes, qui accumulent à leur intérieur des granules protéiques, plus rarement de la graisse (Ascidies, Oursins). Ces matériaux nutritifs sont utilisés soit pour les besoins courants de l'animal, soit à une époque particulière de la vie (chenilles des Lépidoptères).

La fibrine a un rôle hémostatique des plus nets ; elle n'existe que chez les Arthropodes, animaux à téguments durs, et dont les blessures, sans la fibrine, ne pourraient jamais se fermer d'elles-mêmes, vu la rigidité des tissus. On la rencontre surtout chez les Crustacés décapodes, les Aranéides, les Scorpions, la Limule, les Myriapodes et quelques Insectes. Il est à remarquer que chez les Oursins, animaux à tégument rigide et dépourvus de fibrine, les amibocytes forment par leur réunion un pseudo-coagulum qui bouche très bien les blessures de petite dimension. Je ne puis parler ici des expériences que j'ai instituées à ce sujet ; elles trouveront leur place dans le mémoire détaillé.

Les hématies existent chez un grand nombre d'Invertébrés, soit constantes dans tout un groupe (Pycnogonides, Sipunculiens), soit accidentelles (Mollusques, Ascidies, Annélides, Échinodermes).

Les amibocytes sont des organites d'une importance capitale, très rarement absents (larve de *Chironomus plumosus, Aphrodite aculeata*) ; dans ce cas, ils sont remplacés par des glandes bourrées de granules de ferment (corps adipeux dans le premier cas, glandes des septums dans le second). Leurs rôles sont multiples : 1° normalement, c'est à eux qu'il faut attribuer la formation de l'albuminoïde du plasma, quel qu'il soit ; si les expériences directes sont difficiles, en revanche les observations anatomiques confirment absolument cette hypothèse ; 2° ils jouent souvent le rôle de cellules de réserve, par l'accumulation à leur intérieur de graisse et d'albuminoïdes ; chez les Annélides polychètes, ils remplissent aussi les fonctions de cellules vitellines, en fabriquant le vitellus destiné aux œufs ; 3° ils constituent des matériaux toujours prêts pour la réparation des tissus blessés ; le coagulum de fibrine qui bouche les blessures chez les Arthropodes et qui représente le tissu cicatriciel en renferme toujours une grande quantité, incluse mécaniquement ; 4° ils défendent l'organisme contre l'invasion des microbes (Metschnikoff) et se chargent de l'absorption des tissus dégénérés ou qui doivent disparaître, ce qui leur a fait donner le nom de *phagocytes*.

Enfin, pour compléter cet exposé, je rappellerai que les glandes lymphatiques donnent souvent naissance aux produits génitaux, soit que ceux-ci se forment à leur intérieur (Bryozoaires, quelques Annélides), soit sur des prolongements émanés des glandes (Bonellie, Échinodermes).

Les glandes lymphatiques sont construites pour la plupart sur le même type ; c'est un lacis conjonctif rempli de noyaux, qui évoluent en amibocytes, et quittent alors la glande par diapédèse. Les seules exceptions à noter sont les chloragogènes des Oligochètes et des Polychètes sédentaires, qui forment une couche unique à la surface de vaisseaux ou du tube digestif ; les corps de Tiedemann des Astérides, véritables glandes en tube dont l'épithélium cubique se détache pour former les corpuscules amiboïdes, et la thyroïde des Vertébrés, formée de sphères creuses revêtues d'une couche interne de cellules aplaties.

En somme, le sang et ses organes formateurs jouent un rôle des plus importants dans la physiologie et l'anatomie des animaux inférieurs ; je serais heureux si j'en avais démontré toute l'importance.

II

OBSERVATIONS TÉRATOLOGIQUES SUR UN *TÆNIA SAGINATA* A SIX VENTOUSES ET DE FORME TRIQUÈTRE;

Par le docteur L. Trabut,
Professeur à l'École de médecine d'Alger.

Le tænia qui fait l'objet de cette note a été rendu par un officier venant du Tonkin.

La longueur de la chaîne d'anneaux qui m'a été remise est de 2 mètres ; mais, à la forme des derniers anneaux, on voit qu'il manque au moins la moitié inférieure de l'animal complètement développé.

Ce ver attire immédiatement l'attention par sa forme insolite ; ce n'est plus un ver plat, mais un *ver triquètre*. La coupe en travers d'un anneau est assez bien représentée par un Y romain ; tous les orifices sexuels sont situés sur l'arête qui correspond à la branche inférieure de l'Y. Dans le courant de cette note nous appellerons ce côté la « lame porifère » ou la « lame double », qualifiant les deux autres de « lames simples ». Il est difficile d'orienter ce ver, qui ne présente plus la symétrie bilatérale du type normal. On ne peut y reconnaître la face mâle de la face femelle. Mais, comme nous pensons le démontrer, nous sommes en présence d'une diplogenèse ; ce tænia représente deux vers à demi-unis par leur face mâle. Une des trois lames (lame porifère, lame double) est formée par les parties coalescentes des deux vers, tandis que les deux autres lames représentent chacune une moitié de ver non soudée.

La tête est très noire et présente six ventouses semblables à celles d'un *T. saginata* normal. Les anneaux conservés dans l'alcool sont blancs, mais les cucurbitains rendus présentaient une coloration gris-ardoisé. Le pigment situé profondément (testicules) est, en effet, masqué par l'opacité communiquée aux couches plus externes par l'alcool. Les œufs, semblables en tous points à ceux du *T. saginata*, ont 40 μ dans leur grand diamètre.

A l'ensemble de ces caractères et en tenant compte des modifications évidemment tératologiques, on peut déterminer ce cestode : *Tænia saginata* Golze, var. *nigra* Davaine, avec monstruosité par diplogenèse.

La tête présente six ventouses égales, une correspondant à chacune des six faces, limitant les trois lames convergentes de chaque anneau. Le sommet de la tête légèrement déprimé est blanc ; cette teinte rayonne jusqu'aux six ventouses également blanches (fig. 2 et 1'), mais circonscrite par une zone noire intense, limitant ainsi une étoile blanche à six rayons sur le sommet du scolex (fig. 2).

Les premiers anneaux du cou sont très étroits, nettement triquètres. Une coupe d'un proglottis (fig. 4) de la région inférieure se présente sous la forme d'une étoile à trois branches. Les muscles transversaux forment trois lames, parallèles aux trois faces externes. Vers l'extrémité libre de chacune de ces trois branches se trouve un canal excréteur (fig. 4, *ce*), et, plus en dehors, un

cordon nerveux. Entre ce canal excréteur et l'utérus, sur la branche qui correspond à la moitié double, on trouve, sur la ligne médiane, un groupe de testicules, remarquables par de grosses granulations pigmentaires qui les accompagnent ; ce petit îlot est représenté sur les deux lames simples par une ligne de testicules allant d'un canal excréteur à l'autre et occupant uniquement la région dite *dorsale*, sur un anneau normal. Ce fait a une certaine importance pour l'interprétation de l'anomalie ; il s'explique très bien par une demi-coalescence dos à dos de deux tænias ; les parties homologues se sont fusionnées comme c'est la règle.

En résumé, ce tænia tératologique doit être considéré comme un monstre par diplogenèse.

Il est probable que l'embryon hexacanthe, après être devenu vésiculeux, a

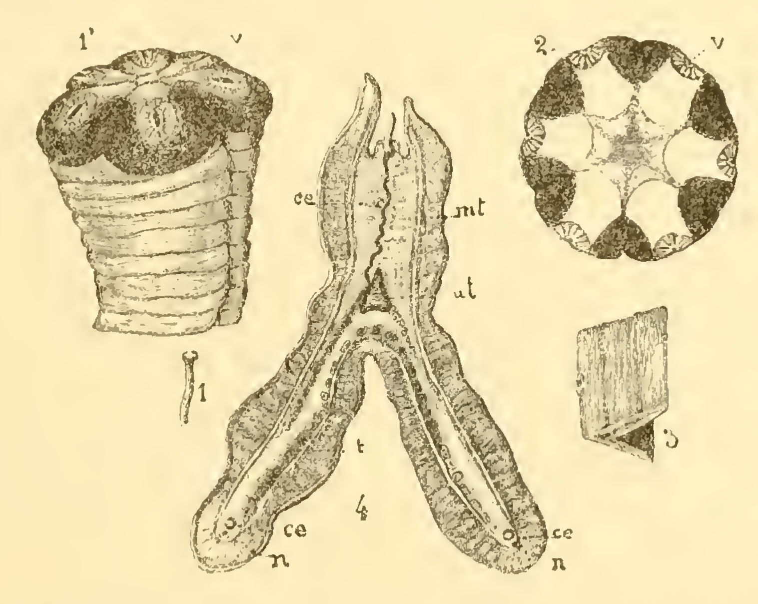


Fig. 1, tête, grandeur naturelle. — 2, tête à six ventouses. — 3, un anneau isolé. — 4, Coupe d'un anneau au niveau du pore génital ; *mt*, muscles transversaux ; *n*, système nerveux *ce*, canal excréteur ; *ut*, utérus ; *t*, testicules.

produit l'ébauche de deux têtes ; que ces deux têtes se sont à demi-fusionnées, ainsi que la double colonie qui en est issue par blastogenèse.

C'est à une semblable anomalie qu'il convient de rapporter les *Tænia capensis* de Küchenmeister, *T. lophosoma* Cobbold, *T. hybride* de Brera, les cas de Lavacher, Zencer et de Vaillant. Dans toutes ces observations de tænia triquètre la tête n'avait pas été vue, et la structure du proglottis incomplètement décrite ; mais la forme du proglottis me paraît suffisante pour assimiler ces formes à celle dont je relate ici l'observation.

III

FORMATION DES FEUILLETS DU BLASTODERME ET DE LA CORDE DORSALE CHEZ LA GRENOUILLE;

Par O. Schultze.

Analysé par F. Houssay[1].

La formation des feuillets chez les Batraciens et le développement de la chorde dorsale ont été parmi les questions les plus controversées dans ces dernières années. L'intérêt de la discussion est d'ailleurs considérable; car la généralité de la théorie de la Gastrula est en jeu, et il s'agit de savoir si elle s'applique ou non à cet important groupe des Vertébrés.

Gotte a d'abord établi que le mésoblaste se développe entre les deux premiers feuillets, comme une lame continue, existant même sur la ligne médiane dorsale. Calberla, au contraire, prétend que le mésoblaste est interrompu le long de l'axe et que la corde doit se développer aux dépens de l'hypoblaste, par un processus qui le distingue du mésoblaste restant. Scott et Osborn confirment cette manière de voir, vers laquelle Balfour incline, et qu'il soutient de son autorité, malgré les énergiques protestations de Gotte.

Enfin, l'auteur dont nous analysons le travail s'accorde tout à fait avec Gotte. Ses recherches sont très précises, très exactes. Je dois dire que le même travail sur l'*Axolotl* m'a conduit à la constatation de tous les faits qu'il avance ; mais je ne puis souscrire à l'interprétation qu'il en donne. Il estime qu'ils portent atteinte à la théorie de la gastrula, je pense au contraire montrer qu'ils la confirment.

Le point important est de bien s'entendre d'abord sur ce qu'il convient de considérer comme invagination. Tous les auteurs qui ont traité de l'embryologie des Amphibiens, disent : « A la fin de la segmentation, l'œuf étant composé de cellules de deux sortes : les supérieures, petites, appelées « ectodermiques » ; les inférieures, grosses, dites « vitellines », il arrive que du côté dorsal les petites cellules *s'enfoncent* dans l'intérieur des grosses, le long d'une ligne d'abord droite ; puis qui prend la forme d'un fer à cheval, enfin d'un anneau enfermant quelques cellules vitellines qui constituent le bouchon de Ecker. » O. Schultze parle aussi de cette lame ectodermique qui *s'enfonce*. Arrivées dans l'intérieur, ces cellules, naguère extérieures, vont former la paroi dorsale de l'intestin, les côtés et la face ventrale de celui-ci demeurant vitellins. Cette paroi dorsale est appelée *hypoblaste d'invagination* et distinguée par son origine de toutes les autres cellules vitellines. On admet d'ailleurs des intermédiaires entre les unes et les autres, ce qui me paraît assez contradictoire ; les cellules viennent du dehors ou n'en viennent pas, il n'y a pas de milieu. Notre auteur est bien plus explicite que tous ses devan-

[1] *Die Entwickelung der Keimblätter und der chorda dorsalis von Rana fusca* (*Zeits. für Wiss. Zool.*, 1888).

ciers en disant : « Les cellules ectoblastiques, d'abord à la place de la future queue de l'embryon, sont poussées en avant et se trouvent *à la fin de la gastrulation* au niveau de la future tête. » L'inestimable avantage de cette grande clarté est de beaucoup faciliter la discussion.

Donc, pour O. Schultze, la gastrulation finit seulement quand la paroi dorsale de l'intestin est tout entière formée ; cette conception lui permet de dire : « Lorsque l'invagination du canal alimentaire est finie, l'embryon possède déjà les trois feuillets ; en sorte que si l'on considère la gastrula comme un organisme formé par deux couches de cellules, les Batraciens ne passent pas par ce stade ; le mésoblaste est différencié déjà quand le blastopore a la forme de faucille. »

J'accorde que tous ces faits sont exacts, sauf une réserve : la paroi dorsale de l'intestin ne s'enfonce pas de l'extérieur dans l'intérieur, mais est différenciée sur place ; de plus, je m'écarte de l'auteur pour l'interprétation. Reconnaissant, avec lui, les trois feuillets dans le temps du blastopore en fer à cheval, je dirais nettement : ce n'est pas une gastrula ; mais au lieu d'infirmer une théorie dont la généralité a fait ses preuves, je préférerais dire : Puisque, à ce stade, la gastrula est dépassée, c'est qu'elle a eu lieu avant ; et je trouve en effet une époque où la gastrula n'a que deux feuillets.

O. Schultze paraît avoir laissé échapper ou négligé les débuts de l'invagination, ou bien, pour ne pas adresser une critique à ce consciencieux travail, il est possible que, chez les Anoures, les phénomènes soient plus rapides et moins faciles à saisir que chez l'Axolotl où je les ai étudiés.

A mon avis, et sans modifier profondément les données de Gotte et de Schultze, voici comment l'on peut comprendre la gastrula des Batraciens. On saisira facilement l'analogie avec les ganoïdes (W. Salensky, *Développement du sterlet.— Archives de Biologie*, 1881) ; je vais, d'autre part, faire la comparaison avec l'Amphioxus, puisque c'est le cas le plus net que nous connaissions.

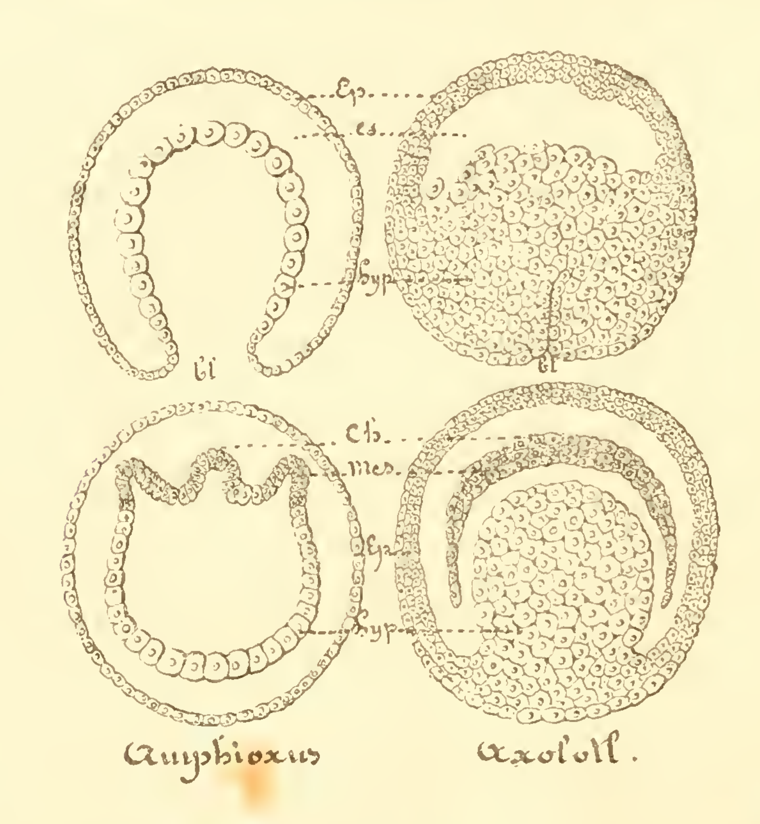
Prenons un œuf d'Axolotl au moment où le blastopore est en ligne brisée, avant la forme en fer à cheval. Nous ne trouvons que des cellules de deux sortes, et une invagination *dans les grosses cellules*. Il n'y a encore aucune différence entre les deux parois de l'intestin primitif réduit à une fente, et il n'y a pas trace de mésoblaste. Les deux schémas suivants établissent le parallèle entre la gastrula de l'Amphioxus et celle des Amphibiens.

J'appelle « hypoblaste » chez l'Axolotl toutes les sphères vitellines. L'hypoblaste, *comme aussi l'épiblaste*, ont plusieurs épaisseurs de cellules, ce qui tient à des conditions mécaniques particulières faciles à déterminer, qui s'opposent à l'action phylogénétique, sans la rendre pourtant impossible à retrouver. Telle est la gastrula. Elle est terminée à une phase de l'évolution où Schultze et les auteurs antérieurs placent son début. Tous les phénomènes suivants : formation du mésoblaste, formation du canal alimentaire se produisent après que le stade gastrula est déjà dépassé.

J'avance ici beaucoup de faits sans les prouver ; je le ferai plus tard à l'aide de figures. La *différenciation* de la paroi dorsale de l'intestin se fait *in situ* dans les cellules vitellines. Je m'oppose tout à fait à la manière de voir de

O. Schultze et de ses prédécesseurs prétendant qu'elles sont venues du dehors. Leur origine n'a rien d'ectoblastique. Le pigment qu'elles contiennent ne provient pas de la couche noire du pôle supérieur de l'œuf, et ne les rattache pas à l'épiblaste. Il s'est développé sur place, à la suite des modifications chimiques survenues dans les cellules vitellines à cet endroit, présage des modifications de forme qu'elles vont présenter. Elles n'offrent pas en effet immédiatement l'aspect des cellules ectodermiques, preuve qu'elles ne viennent pas du dehors. La formation de l'intestin n'est donc pas l'invagination ; il lui est consécutif.

O. Schultze décrit de la façon la plus exacte l'apparition du mésoderme.



Après les remarques précédentes, la présence de ce troisième feuillet ne porte aucune atteinte à la théorie de la gastrula. Au contraire, ce mésoderme, bande unique, pleine, différenciée à la périphérie de l'hypoblaste (sph. vitellines) d'arrière en avant, me paraît tout à fait homologue de l'ensemble formé par les trois évaginations creuses de l'intestin primitif de l'Amphioxus. Le point de départ est bien, chez les Amphibiens, la partie que je considère seule comme intestin primitif (*urmundlippe* des auteurs).

Il y a entre eux la différence générale d'une évagination creuse dès l'origine à un bourgeon plein qui se creuse ensuite, différence qui n'a jamais arrêté une homologie. De plus, la bande, primitivement divisée en trois chez l'Amphioxus, ne se divise que plus tard chez l'Axolotl ; c'est de peu d'importance. Enfin, chez ce dernier, l'hypoblaste aussi bien que l'épiblaste sont formés par plusieurs épaisseurs de cellules au lieu d'une seule, comme chez l'Amphioxus ; et, chez le Batracien, cette couche interne n'est pas creusée

par l'intestin primitif qui n'a pas pénétré si loin. L'intestin secondaire consécutif qui s'y produit n'est pas figuré sur ce schéma. Celui-ci représente une coupe faite au-dessus de sa terminaison et contenant néanmoins le mésoderme.

Ces points très importants rectifiés dans le mémoire de O. Schultze, je dois ajouter qu'il montre, de la façon la plus nette : l'existence d'une ligne primitive, comme chez les Vertébrés supérieurs, la formation mésodermique de la chorde ; qu'il réfute complètement les données de Calberla relativement aux Anoures. Il montre l'abandon nécessaire du nom de *chordaentoblast* dans le sens que lui attribue Hertwig.

Pour terminer cette analyse, O. Schultze, parti de faits très justes, a négligé un stade antérieur; ce qui ne nous permet pas d'admettre ses attaques contre les théories de la Gastrula et du Cœlome.

IV

LA MISSION DE M. FRANÇOIS,

Docteur ès sciences naturelles, maître de conférences de zoologie dans les facultés des sciences.

L'une des causes qui s'opposent à ce que beaucoup de jeunes savants français entreprennent des voyages en des pays lointains, est, il n'en faut pas douter, la crainte qu'ils ont de ne pouvoir assurer leur avenir, lorsque, après une longue absence, ils rentrent et trouvent toutes les situations occupées.

Si quelque part le proverbe : *Les absents ont tort*, est vrai, c'est certainement en France au point de vue dont il s'agit ici. Aussi, dès que notre jeunesse a pris ses grades universitaires, ce n'est pas vers une mission lointaine, pouvant lui procurer et des moyens de travail et des titres scientifiques, qu'elle tourne ses regards, mais elle court bien plutôt du côté des places; et lorsqu'elle est parvenue à son but, tout au plus se contente-t-elle d'aller dans une station maritime travailler tranquillement et paisiblement, étant assurée de ne rien risquer, de ne pas aventurer sa situation comme celui qui, parti dès longtemps, trouve en rentrant tous les débouchés fermés.

En Angleterre et dans d'autres pays il n'en est pas ainsi. Il est bien peu de savants zoologistes en renom qui, avant d'avoir occupé une grande situation, n'aient tenté une série d'explorations lointaines. Cela s'explique certainement par la différence des conditions de recrutement du professorat. Ailleurs qu'en France, le proverbe est peut-être moins applicable que chez nous.

Aussi on ne saurait trop louer M. le ministre de l'instruction publique et M. Liard, le sympathique et dévoué directeur de l'enseignement supérieur, d'avoir accordé à M. François, maître de conférences de zoologie dans les Facultés des sciences, une mission qui se prolongera, sans que pour cela sa situation et ses appointements soient modifiés ou perdus.

La science gagnera certainement beaucoup à ce qu'un homme habitué aux recherches, rompu aux procédés de pêche et aux manœuvres de la mer, après avoir passé plusieurs saisons dans les stations maritimes de France, ayant déjà enseigné et par cela même pouvant juger des lacunes qui existent dans la branche de la science par lui cultivée, puisse observer longuement sur les lieux mêmes où ils vivent tant d'êtres intéressants qui ne nous sont, le plus souvent, connus que par les spécimens mal conservés et recueillis au pas de course dans un voyage d'exploration.

La zoologie purement descriptive est d'un autre temps; elle doit sans doute être toujours cultivée, car, sans elle, comment arriver à se reconnaître dans les catalogues immenses de la nature? Mais elle n'est pas tout et à côté d'elle, les études sur le développement et l'évolution des êtres ont conquis des droits primant aujourd'hui tous les autres; ce n'est pas dans une excursion rapide et en courant, pour ainsi dire, que des recherches destinées à constituer la zoologie telle qu'il faut l'entendre peuvent s'accomplir. M. François, tranquille sur son avenir qui est assuré, puisqu'il ne perd rien de ses droits pendant son absence, certain qu'il est en outre de se créer des titres scientifiques d'une valeur incontestable, doit pouvoir travailler dans les mers éloignées aussi assidûment et sans plus de préoccupations que s'il était parmi nous, dans un laboratoire maritime.

N'est-ce pas là pour un jeune savant, désireux de produire de bons travaux et de trouver des choses nouvelles, les conditions les plus avantageuses, les plus désirables?

Il faut l'espérer, le jeune et ardent missionnaire actuel du ministère de l'instruction publique ne sera pas le seul pour qui des avantages aussi précieux seront sollicités et obtenus. Son exemple sera certainement suivi, et il encouragera nos zoologistes qui seront assurés, lorsque des conditions semblables et aussi enviables leur seront faites, que *les absents auront moins tort qu'autrefois.*

On a beaucoup écrit sur les bancs des Polypiers du Grand Océan, sur les îles de l'Océanie; mais les observations longtemps prolongées, accomplies par des hommes rompus aux recherches embryogéniques et anatomiques, sont moins nombreuses que les descriptions rapides faites *currente calamo.*

M. François devait s'installer à Tahiti ; mais il avait le choix de la station la plus propice à ses études.

Muni de tous les instruments et réactifs nécessaires, il est parti pour aller étudier pendant plusieurs saisons la durée de l'accroissement des récifs. îles ou ceintures de coraux.

Familier avec tous les procédés délicats de la technique histologique, au courant des questions importantes de l'embryogénie, plein d'ardeur et de courage, chercheur infatigable, aimant la zoologie avec passion, doué d'une santé et d'une constitution à toute épreuve, qui lui ont permis de passer des heures sous l'eau dans les scaphandres du laboratoire Arago et d'affronter les fatigues de longues explorations, il a pensé, avec raison, qu'une étude méthodique et longuement poursuivie de l'accroissement des bancs de Zoophytes, reprise avec les moyens dont disposent aujourd'hui les zoologistes, devait

offrir le plus grand intérêt, et bravement il s'est mis en route à la recherche du point où auraient le plus de chance de réussite ses études.

Le ministère de l'instruction publique, l'Association française pour l'avancement des sciences, l'Académie des sciences ont encouragé le jeune et zélé zoologiste. Enfin, par l'intermédiaire de l'amiral Cloué, toujours dévoué aux progrès de la science, et qui lui-même s'était déjà occupé de l'accroissement des bancs de coraux, il a eu de grandes facilités du côté du département de la marine. A ce point de vue encore, notre jeune professeur a vu sa mission rendue facile, et elle n'en sera que plus fructueuse, car tout, on le voit, le favorise.

Il nous a paru intéressant de faire connaître aux lecteurs des *Archives*, et les conditions particulières de cette mission et les impressions du voyageur.

A ce dernier titre, une partie de sa correspondance trouvera heureusement place dans les *Notes et Revue*, en attendant que ses mémoires, qui seront certainement aussi nombreux qu'importants, soient publiés dans le corps du recueil avec tous les développements qu'ils comporteront.

Nous serions heureux, on le sait d'ailleurs, que l'exemple fût suivi et que des demandes de missions semblables fussent présentées, soutenues et acceptées. Que la lecture de ces lettres où les marques de la plus vive admiration et de l'étonnement si vrai qu'a fait naître la vue des beaux pays du Grand Océan puisse inspirer à d'autres le désir d'aller admirer, en les étudiant aussi complètement que possible, les merveilles que présente une nature peu explorée ou qui ne nous est connue que par les relations toujours succinctes des naturalistes voyageurs, souvent moins experts qu'il n'eût fallu pour des recherches semblables. Il serait désirable que les lettres qu'on va lire fissent naître dans l'esprit de nos jeunes naturalistes le goût des voyages, destinés à faire connaître, non plus seulement des espèces nouvelles augmentant nos catalogues, mais bien les conditions du développement et de l'évolution de tant d'êtres qui nous sont à peine connus par des descriptions courtes et faites rapidement à un seul moment de leur existence.

Il faut encourager les jeunes hommes pleins d'ardeur et surtout pleins de savoir qui, ayant une instruction solide, ne craignent pas d'aller au loin chercher du nouveau. On n'arrivera à avoir des missionnaires dans ces conditions qu'en leur assurant un avenir à leur rentrée en France, et pour cela, le moyen le plus sûr est celui qui vient d'être mis en pratique à l'égard de M. François. Ainsi sera accordée la récompense juste et légitime de travaux longs et pénibles, souvent bien difficiles à conduire à bonne fin, qui permettront de poursuivre tranquillement plus tard une carrière honorablement conquise et légitimée. Ces travaux d'ailleurs feront, sans nul doute, honneur à la science française.

Le directeur : H. DE L.-D.

CORRESPONDANCE DE M. FRANÇOIS.

Première lettre.

Melbourne, 13 septembre 1888.

Mon cher Maître,

Je vous avais promis, avant de partir, de vous écrire d'Aden pour vous conter mes impressions zoologiques sur la traversée en général et la mer Rouge en particulier. Mais à ce moment j'aurais eu fort peu de chose à vous dire, et ma lettre aurait pu se résumer dans ces deux mots : Quelle chaleur! Aujourd'hui que je n'ai plus la même cause, je m'empresse, de l'autre bout du monde, de vous envoyer de mes nouvelles.

Nous sommes partis de Marseille le 1er août à quatre heures et avons fait dans la Méditerranée la plus charmante des traversées. Après avoir passé les détroits de Bonifacio et de Messine, nous avons eu la chance de voir une éruption aux îles Lipari. De Port-Saïd à Suez, la traversée du canal est fort intéressante; nous en avons fait une partie le jour, l'autre la nuit avec des fanaux électriques autour desquels volaient des milliers de papillons blancs, argentés, semblables à des étincelles; le soir, nous avons vu des chacals! A Suez on ne reste que trois heures, très loin en rade, le temps seulement de faire l'échange du courrier; personne ne peut descendre à terre. Je me suis seulement informé des moyens de communication avec Djeddah. Il y a un vapeur turc qui fait le service entre Suez, Djeddah et Aden. Au retour, je tâcherai de le prendre, si c'est en hiver, car la mer Rouge n'est pas tenable en été : nous en avons eu la preuve.

De Suez à Aden, quatre jours de traversée avec la chaleur augmentant progressivement, une chaleur toute spéciale, puisque le thermomètre n'est pas arrivé à plus de 35 degrés et que, par cette température relativement peu élevée, nous avons eu à bord des accidents graves. Le dernier jour, le vent de terre s'est levé soufflant comme d'un four; l'air était chargé d'une sorte de brume épaisse qui n'était autre chose que du sable; beaucoup de personnes ne pouvaient plus respirer et étaient sérieusement incommodées; nous avons eu même, chose plus grave, trois insolations, dont une suivie de mort. Le pauvre diable, qui était allé sur le gaillard d'avant avec un petit chapeau de feutre gris, au soleil, est tombé comme une masse ; en une heure il est mort, sans avoir repris connaissance, malgré tous les soins du docteur. On l'a jeté à l'eau dans la nuit. C'était un Écossais se rendant à Maurice. Aden, tout le monde le sait, est un rocher noir, calciné, où on chercherait vainement un brin d'herbe. Il y a cependant de beaux moutons blancs, à tête noire et à queue grasse comme celle d'un castor. Ils se nourrissent, à ce qu'il m'a semblé, en suçant les cailloux de la plage ; et pourtant, lorsqu'on touche lesdits cailloux, on éprouve la sensation que l'on ressentirait en caressant une barre de fer surchauffée.

Je n'ai guère eu le temps, à Aden, de voir à la côte si on aurait des chances d'y rencontrer quelques richesses zoologiques, le peu d'heures que nous sommes restés à terre a été consacré à visiter les magnifiques citernes où il ne

manque qu'une chose : l'eau ; la ville d'Aden et celle de Steamer-Point, où notre bateau était en rade.

La population, composée d'Indiens, d'Abyssins et de Somalis, a beaucoup de caractère et est très intéressante à observer ; il y a beaucoup de mouvement. On voit des caravanes de chameaux et de bœufs indiens, chargés d'outres, qui vont chercher l'eau douce à la distillerie pour la porter en ville, et un grand ordre, grâce à la police anglaise, règne partout.

D'Aden à Mahé, nous avons eu une traversée un peu rude : vent debout, à partir de Guardafui. Des marins eux-mêmes ont été rendus malades par le tangage. Que dire des passagers?

Mais voici, au bout de cinq jours, ce petit coin de paradis qu'on appelle Mahé. C'est aujourd'hui ce qu'était l'île Maurice au temps de Paul et Virginie : un bouquet tropical au milieu de l'océan Indien. Il faut voir là le fameux coco de Seychelles sur l'arbre qui le produit, les bois de cocotiers, les arbres à pain (*Artocarpus incisa*), les arbres du voyageur, les bananiers, les hibiscus couverts de fleurs. Que ne suis-je botaniste pour vous décrire toutes ces merveilles! Mais nous pouvons parler de la zoologie. Mahé a une ceinture de récifs, et, dans la rade même, des bancs de coraux à fleur d'eau découvrent aux grandes marées. Ce sont des Madrépores, des Pocillopores, des Porites surtout, et un grand nombre de genres d'Astrées. Les assises des quais et des rares maisons en pierre sont faites de ces pauvres coraux. En me promenant sur la plage, j'ai vu des débris de Fongies et d'un grand nombre de Mollusques, des crabes terrestres (Tourlourous) dont le ventre et les pattes sont rouges, ce qui leur donne l'air d'avoir pris prématurément un bain de siège dans le court bouillon. J'ai observé, là aussi, un petit poisson très bizarre ; c'est un Blennius, je crois. Il passe son temps hors de l'eau, perché sur les pierres. Lorsqu'on le chasse, il se jette à la nage et bondit, non pas dans l'eau, mais sur l'eau, où il prend un point d'appui avec ses nageoires et gagne, par une série de petits sauts, un autre caillou sur lequel il monte en s'aidant de sa queue.

La faune terrestre de Mahé est également très riche ; il y a des insectes étonnants : un orthoptère appelé dans le pays la mouche-feuille, chez lequel le mimétisme est poussé à ses dernières limites ; des araignées énormes, un grand nombre d'hyménoptères, de jolis lézards, etc., etc., sans parler des fameuses tortues. On met les tortues de terre dans des fosses, avec les cochons. Quant aux tortues marines, il y en a d'énormes dans des parcs qui communiquent avec la mer. On en débite tous les matins au marché ; elles donnent des soupes excellentes.

Nous avons aussi, à Mahé, pêché un superbe remora ; il y en avait des quantités fixées sur les énormes requins qui rôdaient autour du bateau.

De Mahé à la côte d'Australie quatorze jours de mer, sans voir autre chose que des poissons volants et, à la fin, quelques oiseaux de haute mer. Pas rencontré un seul bateau. Vu un jour deux superbes cachalots.

Notre première escale australienne est Albany, dans la baie de King-George-Sound. Là, j'ai eu la chance de me trouver à marée basse, j'ai pu faire un tour à la grève ; j'ai marché de surprise en surprise, et vu des choses fort intéressantes. Il y aurait des volumes à publier rien que sur la faune des

pieux du Warf; j'ai trouvé là des éponges et des ascidies prodigieuses. Dans les grèves, de curieuses synaptes pleines d'embryons, un ver plat extrêmement curieux dont je n'ai eu malheureusement que des fragments ; beaucoup d'annélides, que je compte envoyer à M Pruvot, à la première occasion.

La faune terrestre est aussi bien intéressante à Albany; cette ville est toute neuve et elle a poussé en plein pays vierge. On trouve encore des kanguroos en quantité à quelques milles des maisons, et d'admirables oiseaux beaucoup plus près. Les maisons sont plantées en plein *bush*, comme on dit ici. Et quelle végétation bizarre! quelle profusion de fleurs étonnantes ou superbes ! quelle jouissance pour un amoureux des choses de la nature que de voir ce pays étrange, que nous connaissons si mal par les descriptions! Albany est un point où je voudrais revenir travailler. Le pourrai-je?

Notre seconde escale australienne me laisse encore la même impression. A Adélaïde, je n'ai rien vu, nous sommes arrivés à la nuit et repartis avant le jour ; mais un naturaliste de l'endroit est venu me trouver à bord pour me vanter la richesse en coralliaires de la rade d'Adélaïde, qui est en effet fort abritée et m'a paru nourrir en tout cas des quantités de marsouins. Il nous a été donné même d'assister à une chasse acharnée donnée par un *espadon* à ces pauvres cétacés... J'ai promis de revenir à Adélaïde!!! Si cela continue jusqu'à la fin de mon voyage, ce n'est pas deux ou trois années qu'il durera, mais dix pour le moins.

Enfin me voici à Melbourne, au milieu d'une ville de commerce et de spéculation ; on se croirait plutôt à Paris ou à Londres qu'en Australie. Depuis notre arrivée, les invitations pleuvent de tous les côtés. Je dois aller, le 20, m'établir à *Government-House* (chez le gouverneur), où je recevrai l'hospitalité pendant quelques jours. D'ici là, j'ai accepté quelques invitations pour aller, dans l'intérieur, chasser le kanguroo, le cygne noir et l'oiseau-lyre, et voir les fameux eucalyptus de 400 pieds de hauteur. Je vais voir là la nature australienne dans toute sa splendeur, et je collectionnerai sans doute quelques-uns des magnifiques insectes que j'ai vus dans les vitrines de l'Exposition.

Aujourd'hui je vais rendre visite au ministre de l'instruction publique, et probablement au professeur de zoologie de l'Université.

Malgré tout ce mouvement et toutes ces fêtes, il me tarde d'être à la Nouvelle-Calédonie, en pays français, et de pouvoir parcourir la grève au milieu des récifs de coraux.

Excusez, mon cher maître, cette longue lettre.

Agréez, mon cher maître, l'expression de mon profond respect et de ma sincère reconnaissance.

Ph. François.

Deuxième lettre.

Nouméa, 14 novembre 1888.

Mon cher Maître,

Me voici enfin au pays des coraux et en pays français. Je suis resté deux mois en Australie, et arrivé à Nouméa avant-hier, je m'empresse de vous donner de

mes nouvelles et de vous demander des vôtres; le bateau qui m'a amené emportera cette lettre.

Je crois que, dans la lettre que je vous ai écrite à bord du *Sydney*, je vous ai raconté mon voyage jusqu'aux côtes d'Australie. Je vais reprendre mon récit où je l'ai laissé.

Le premier point australien où nous avons touché a été Albany, au fond de la baie de King-George-Sound. Nous avons pu passer une journée à terre; j'ai employé la matinée à voir un peu la campagne, qui est complètement vierge sur ce point-là et couverte de la bizarre végétation australienne. C'était le commencement du printemps, et l'on ne voyait de tous côtés que fleurs curieuses ou très belles. Le pays est très riche en gibier; à quelques kilomètres de la ville, on peut tuer des kanguroos ou autres marsupiaux, et beaucoup de beaux oiseaux.

L'après-midi a été consacré à la grève. Là j'ai vu des choses bien intéressantes, et, si je n'avais pas dû arriver à Melbourne le plus rapidement possible, j'aurais certainement abandonné le bateau et je serais resté quelque temps dans ce pays merveilleux pour un zoologiste. Il y a de quoi occuper la vie d'un naturaliste, rien qu'à faire la faune des pieux du Warf où viennent accoster les bateaux; ils sont couverts d'éponges surtout, aux couleurs les plus splendides, et aussi de nombreux tuniciers et échinodermes. Dans le sable, outre de nombreux mollusques et quelques annélides que j'enverrai à M. Pruvot un de ces jours, j'ai trouvé une sorte de synapte très curieux et un immense ver plat et transparent dont je n'ai pu malheureusement avoir qu'un fragment, et qui ne ressemble à rien que je connaisse.

M. Boutan a, je crois, l'intention de retourner en Australie; je vais lui signaler Albany comme un point important pour la zoologie, tant marine que terrestre.

A Adélaïde, nous avons fait seulement une escale de nuit; je n'ai rien pu voir, mais j'ai appris par un naturaliste du pays, qui était venu me faire visite en apprenant ma présence à bord, que la rade est des plus riches, qu'il y a en particulier beaucoup de coralliaires.

A Melbourne, deux mois de séjour. Là j'ai rempli ma mission, qui consistait à recevoir l'hospitalité du gouverneur, chez lequel j'ai reçu l'accueil le plus empressé et le plus cordial; puis j'ai profité de ma situation officielle et des facilités qu'on mettait à ma disposition, pour voir tout ce que la colonie de Victoria présente d'intéressant. J'ai vu les mines d'or de Sandhurst et Ballarat, j'y suis descendu à 1 200 pieds sous terre; j'ai vu, sur les bords du Murray, les plaines où on élève des millions de moutons. J'ai été dans les régions montagneuses où poussent des eucalyptus de 400 pieds de hauteur, sous lesquels croissent des fougères arborescentes, grandes comme des cocotiers; j'ai chassé à peu près tous les gibiers du pays, et j'ai tué des kanguroos, opossums, phascolarctos, cygnes noirs, oiseaux-lyres, des kyrielles de perroquets, etc. J'ai beaucoup chassé encore: insectes myriapodes, arachnides, etc., et j'ai ramassé pas mal de choses.

Ce que j'ai trouvé de bien intéressant pour moi, ce sont des sangsues terrestres dont on est couvert aussitôt qu'on s'arrête dans un bois un peu frais,

et d'admirables planaires terrestres qu'on trouve un peu partout, sous les troncs pourris et les pierres ; il y en a qui ont jusqu'à 15 centimètres de long. J'en ai recueilli de deux genres différents ; je vous enverrai probablement une note à leur sujet, si je puis me procurer ce qui a été écrit sur elles.

Je n'ai pas fait beaucoup de zoologie marine en Victoria. La rade de Port-Philipp, au fond de laquelle est Melbourne, a des côtes peu riches, et les autres points que j'ai vus ne l'étaient guère plus, sauf peut-être Portland, petit port entre Melbourne et Adélaïde, où il y a de belles plages et quelques cailloux à retourner. Là j'ai vu les pieux du Warf couverts de Boltenies grandes comme des tulipes portées comme elles sur leur longue tige, et se balançant au gré de la lame.

En résumé, j'ai passé à Melbourne deux mois qui peuvent compter parmi les plus agréables de ma vie ; j'ai beaucoup vu et bien vu.

De Melbourne à Sydney et de Sydney à Nouméa, nous avons fait une traversée superbe et rapide. A Sydney, une journée seulement d'arrêt, que j'ai employée à visiter la ville et l'admirable baie de Port-Jackson, une des plus belles du monde, dit-on.

Enfin avant-hier matin, de bonne heure, nous voyions les montagnes de la Nouvelle-Calédonie.

Trois heures après, je distinguais, non sans émotion je vous assure, la grande barrière de brisants, la ceinture de coraux, qui va être mon champ de travail ; c'était un décor admirable. Je venais de quitter l'Australie, son climat tempéré, et je tombais sans transition en pays tropical. La lumière éblouissante, la mer bleue, la ligne blanche des coraux, le panorama de Nouméa dans le fond, la petite passe étroite, etc., toutes les descriptions de l'Océanie que j'ai lues se résument là, devant moi. La ceinture est loin de la côte ici, il y a une heure de la passe à la rade. Mais quelle heure charmante !

Enfin me voici en pays canaque. J'ai retrouvé un certain nombre de connaissances faites sur le paquebot qui m'a amené de France à Melbourne ; c'est heureux, parce que de Nouméa se dégage une tristesse terrible. Dans la rade, pas grand'chose à faire zoologiquement et surtout impossibilité de trouver, même à prix d'or, une installation confortable au bord de la mer. Ajoutez à cela qu'il commence à faire pas mal chaud ; nous sommes au printemps, et il n'a pas plu depuis six ou huit mois. Aussi, suivant un conseil qui m'a été donné, ai-je demandé et obtenu l'autorisation d'aller m'établir au phare qui est sur le récif, à 14 milles au large. Il y a des constructions, on mettra à ma disposition deux ou trois chambres; il y a cinq ou six gardiens, des pilotes et des Canaques : je serai tranquille. Loin de Nouméa, par conséquent pas de distractions, et les matériaux à mes pieds.

Maintenant il est possible que d'ici là j'aille faire une excursion aux Nouvelles-Hébrides. Le croiseur *le Fabert*, qui est en rade en ce moment, va partir prochainement pour y faire une tournée ; je vais aller, aujourd'hui ou demain, voir le commandant et lui demander à l'accompagner. C'est une occasion unique de voir un archipel bien curieux, où je pourrai recueillir des observations intéressantes.

Le prochain départ pour Tahiti sera en janvier ; j'ai donc deux mois encore

au moins à rester ici. Et même, si au moment de ce départ j'avais un travail important en train, je resterais.

Répondez-moi, mon cher maître, donnez-moi de vos nouvelles surtout et de ce qui se passe à Paris.

Cette lettre vous arrivera vers le 1er janvier, j'en profite donc pour vous adresser tous mes vœux de bonne année.

Agréez, etc. Ph. François.

Troisième lettre.

Nouméa, 19 janvier 1889.

Mon cher monsieur Comettant[1],

Je vous ai promis, lorsque nous nous sommes séparés à Melbourne, de vous tenir au courant de mes pérégrinations océaniennes. Ce m'est un plaisir de le faire aujourd'hui en même temps qu'une occasion de vous prier de me donner de vos nouvelles, de me dire comment vous avez fait le voyage de retour sur l'*Océanien*, et enfin comment vous avez retrouvé ce cher Paris que je dois être encore si longtemps sans revoir.

Je ne vous dirai rien de Sydney, que vous êtes certainement allé visiter avant de quitter l'Australie ; je ne vous parlerai pas davantage de Nouméa : M. Ropra a dû vous en parler ou vous en écrire longuement. Quant à la Nouvelle-Calédonie en général, je vous avouerai que je n'en ai encore presque rien vu.

A mon arrivée, j'apprenais que le croiseur *le Fabert* allait partir en tournée aux Nouvelles-Hébrides ; j'obtins de faire partie de cette expédition.

Depuis la convention dite « des Hébrides », cet archipel, qui ne doit appartenir ni à la France ni à l'Angleterre, est sous la surveillance des deux nations ; et cette fois, le *Fabert* et le croiseur anglais l'*Opal* devaient aller de conserve châtier des indigènes peu délicats, dont les uns avaient massacré et mangé un pauvre Suédois naufragé sur leur côte, tandis que les autres, à peu près à même époque, convertissaient en bifteck un colon anglais.

Notre excursion dura trente-quatre jours ; les Canaques mangeurs de blancs reçurent une bonne leçon. Je n'ai malheureusement pas pu avoir avec eux des relations assez intimes pour savoir si le bifteck anglais avait une supériorité quelconque sur celui de Suédois. C'est là un point d'histoire naturelle culinaire que j'aurais aimé à éclaircir ; mais j'ai fait en revanche quantité d'observations intéressantes, et rapporté une riche moisson de notes et documents de toutes sortes.

Je veux vous conter aujourd'hui l'une des scènes les plus saisissantes et certainement la plus remplie de couleur locale auxquelles il m'a été donné d'assister.

C'était au début de notre campagne, à l'île de Mallicollo, le *Fabert* et l'*Opal* mouillés dans la jolie rade de Port-Sandwich, auprès des établissements de la Compagnie française des Nouvelles-Hébrides. Nous avions chassé toute la

[1] M. V. Comettant a bien voulu m'envoyer la lettre qui lui était adressée et qu'on va lire. Je l'en remercie. H. de L.-D.

matinée, et, vers une heure de l'après-midi, il faisait grand chaud. Au carré du *Fabert*, les uns dormaient, les autres lisaient ou jouaient une bouteille de bière en cinq points d'écarté; personne ne parlait de descendre à terre. Moi, nouveau venu dans le pays sauvage, dans la fièvre de mes débuts en Océanie, j'étais resté sur le pont, contemplant le magnifique panorama de montagnes boisées qui nous entourait; j'étais surtout fortement intrigué par un bruit de chants, avec accompagnement de grosse caisse, qui semblait venir d'un village canaque que nous avions visité la veille. N'y tenant plus, et bravant le soleil d'aplomb sur nos têtes, je décide le commissaire, M. Z..., à m'accompagner, et le youyou nous porte à terre munis de notre pacotille d'échanges.

Aux Hébrides, les villages canaques, c'est-à-dire les petites agglomérations de deux ou trois familles auxquelles on donne ce nom, sont généralement espacés le long et à proximité de la côte, bien dissimulés sous bois, avec un étroit sentier conduisant au bord de la mer; de telle sorte que, du large, on ne voit pas une seule habitation, même dans les îles les plus peuplées.

Le chemin naturel pour aller aux villages est donc la plage. Celle que nous suivions à Port-Sandwich est une étroite grève de débris de coraux blancs, resserrée entre la mer et une forêt vierge impénétrable. Nous enfonçons à chaque pas dans ce sol mouvant; et cette grande bande d'un blanc éclatant qui s'allonge devant nous, entre le bleu foncé de la mer et l'ombre de la forêt, nous éblouit et nous aveugle, pendant que le soleil nous rôtit les épaules; aussi poussons-nous un soupir de soulagement en arrivant au petit sentier qui conduit au village où nous entendons les chants accompagnés de *boum-boum* sonores.

Là, nous trouvons un jeune sauvage qui vient de ramasser la base élargie d'une feuille de cocotier et la taille à sa convenance... avec ses dents. Il répond à nos questions que les *Taïos*[1] sont en train de faire le *Tsim-tsim* à Mériver (c'est le nom du village). Nous avions entendu parler de cette cérémonie, mais en termes assez vagues, par les rares colons résidant dans le pays; aussi nous engageons-nous avec empressement dans le sentier à la suite de notre jeune Canaque, nous courbant pour passer sous d'énormes hibiscus couverts de leurs grandes belles fleurs rouges, et, au bout de quelques pas, nous débouchons sur la place du village, consacrée à la célébration du *Tsim-tsim*.

Figurez-vous, sous la splendide végétation tropicale qui couvre toutes ces îles des Hébrides, six à huit misérables huttes enfumées entourant une grande piste circulaire de trente à quarante pas de large, au milieu de laquelle se dressent une douzaine de grands bonshommes sculptés. Ce sont d'énormes troncs d'arbres, évidés par une fente longitudinale, terminés par une tête monstrueuse, avec de grands yeux ronds et plats comme des assiettes, un nez épaté traversé par un morceau de bois; de petits bras terminés par des petites mains, grossièrement fouillés en bas-relief et réduits hors de toute proportion, viennent s'étaler sur le ventre immense qui constitue la caisse sonore sur laquelle deux indigènes debout tapent de toutes leurs forces avec un gros

[1] Nom que l'on donne en Océanie aux indigènes.

bâton. Ces personnages considérables, dont la figure taillée à coups de hache a un air de béatitude goguenarde, rendent, ainsi sollicités, un son sourd qui s'entend de fort loin. En même temps, deux jeunes gens, celui qui vient de nous conduire, entre autres, assis par terre, cognent sur des bûches creuses qui donnent une note beaucoup plus haute. Notre jeune introducteur, au moment où nous l'avons rencontré, était en train de renouveler son archet.

Sur un côté de la place, au pied d'un gigantesque banian, et abritées sous un petit toit en bambou, sont deux autres statues semblables à celles du milieu, mais plus colossales encore. Celles-ci sont peinturlurées en blanc, vert, bleu, rouge, de la façon la plus grotesque ; ce sont les divinités du lieu, sans doute, des *tabous*. Personne ne leur tape sur le ventre ; d'abord parce qu elles s'en formaliseraient sans aucun doute, et puis, n'étant pas creusées, elles ne feraient pas assez de bruit.

De l'autre côté de la place, trente ou quarante guerriers rangés cinq ou six de front sur six ou sept files de profondeur marquent le pas en cadence, en chantant à pleine poitrine un couplet qui ne manque pas d'une certaine harmonie. Ils sont en armes et en grande tenue, c'est-à-dire fraîchement peints, car, à part une ceinture en écorce et un lambeau de feuille de bananier, des anneaux en coquillage ou en dents de cochon aux bras, aux poignets et aux oreilles, ils sont complètement nus. Mais quels mirifiques maquillages ! Leur chevelure poudrée de chaux vive soit complètement, soit par régions, est surmontée d'une touffe de plumes blanches ou d'un pompon de plumes de poule sauvage ; ou bien encore garnie çà et là de ces belles fleurs rouges d'hibiscus. L'un a le front peint en blanc, le reste de la face en noir ; l'autre, le côté droit de la chevelure noir et le côté gauche de la figure blanc, etc., etc.; ils ressemblent à des clowns bien grimés ; un troisième s'est couvert du haut en bas de points blancs, rouges et verts; il a l'air de s'être fait *un complet* avec des pains à cacheter. Ce sont pour la plupart des gaillards bien découplés, admirablement proportionnés; nous remarquons surtout un jeune homme de dix-huit à vingt ans, à peau plus claire que les autres. C'est un modèle d'anatomie ; tous ses muscles font de fortes saillies sous la peau, et ses mouvements sont empreints d'une souplesse et d'une vigueur étonnantes. Presque tous portent la barbe, pas de moustaches ; des traits assez réguliers, pas négroïdes, et, en somme, ils auraient de belles têtes, sans le front déprimé et fuyant qu'ils se font en déformant la tête des enfants nouveau-nés.

A la queue du bataillon, deux vieux tout cassés. Ceux-ci semblent manquer de conviction et d'entrain, ils ne chantent que par-ci par-là, se contentant de marquer la cadence du bout du pied et causent tranquillement entre eux, sans doute de leurs petites affaires.

Tous sont en armes ; la moitié environ a des fusils, les autres des arcs et des paquets de flèches empoisonnées, et quelques-uns de beaux casse-tête finement travaillés, pendus à l'épaule par une grosse tresse en fibres de coco. Au premier rang, un grand personnage, le chef le plus élevé en grade sans doute, vu les ornements et les feuillages bigarrés qu'il porte, marque la mesure en battant l'un contre l'autre deux bambous fendus ; les autres exécutants l'accompagnent en frappant leurs paquets de flèches contre leur arc ou leur

casse-tête. Ils chantent à deux parties, et les notes hautes sont données très juste par deux ou trois ténors à voix un peu criardes et éraillées; les basses sont sonores et vibrantes.

Le couplet se termine par un tambourinage vigoureux et répété; tandis que les chanteurs semblent vouloir briser leurs armes à force de les frapper, les instrumentistes cognent à tour de bras sur les *boum-boum*. Puis, à peine terminé, le couplet recommence, et toute la troupe se met en marche comme un seul homme, bien en mesure, en scandant le pas avec une flexion du jarret chaque fois que le pied se pose à terre, et tourne lentement autour de la place. En marche, tous gardaient une attitude plus digne encore qu'au repos, les yeux fixés devant eux, affectant de ne pas s'occuper de notre présence, ayant tous l'air absolument convaincus du sérieux et de l'importance de la cérémonie.

Mon compagnon et moi nous étions dans le ravissement, et nous nous étions assis tranquillement à terre auprès d'une vieille case en ruines, pour ne pas perdre un détail du spectacle et assister à notre aise à ce superbe défilé. Pour ma part, j'étais un peu intrigué et presque inquiet de ne voir ni femme ni enfant alentour, car je savais qu'on a coutume de les éloigner lorsqu'on prépare une expédition guerrière, et toutes ces flèches empoisonnées ne me disaient rien qui vaille.

Mais le couplet terminé, la troupe s'étant arrêtée après un certain nombre de tours au point précis d'où elle était partie, ces messieurs daignèrent s'apercevoir de notre présence et nous adresser des sourires et de petits signes amicaux; de notre côté, nous répondîmes par des « bonjour, Taïo », « good day, Taïo », la glace était rompue.

Puis la cérémonie recommença : d'abord le couplet chanté au repos, repris ensuite en marche, une troisième fois, puis une quatrième encore; ils ne semblaient pas se lasser, et pourtant il y avait pas mal d'heures déjà que la cérémonie était commencée.

Comme on se lasse même des meilleures choses, et que celle-là commençait à nous sembler monotone, nous profitâmes d'un moment de repos pour dire au revoir aux Taïos et continuer notre promenade. Notre départ du reste ne sembla pas plus les troubler que ne l'avait fait notre arrivée, et pendant longtemps encore, en suivant la plage maintenant couverte d'ombre, nous entendîmes leurs chants et les *boum-boum* qui les accompagnaient...

Comme nous repassions une heure plus tard auprès du même village, nous nous trouvâmes tout à coup inopinément en présence de nos guerriers; ils marchaient à la file indienne, de ce pas silencieux et rapide du sauvage qui sait en marchant sous bois ne pas déranger une feuille, ne pas faire craquer une branche morte sous son pied.

Ces hommes nus se glissant sans bruit sous les arbres, leurs armes à la main, formaient un tableau plus saisissant encore que la scène à laquelle nous avions assisté une heure avant. Nous les voyions allant ainsi surprendre une tribu voisine, mettant tout à feu et à sang, puis, qui sait? peut-être ensuite faisant un festin des membres palpitants de leurs victimes. Oh! oui, c'était bien là des cannibales partant pour une de leurs hideuses expéditions.

Eh bien, non, tranquillisez-vous, ce n'était que des braves gens qui rentraient chez eux après avoir fêté l'époque de la plantation des ignames. De bons paysans revenant de la fête du village, heureux de se dire que dans quelques mois ils auraient une bonne récolte de pommes de terre !

Ils s'arrêtent pour nous dire bonsoir, ils regardent mon fusil en poussant des petits sifflements admiratifs ; nous distribuons force poignées de main et quelque peu de tabac, et la troupe s'enfonce en serpentant sous la forêt.

Nous traversons le village, maintenant silencieux ; quelques femmes sont accroupies à la porte des cases en train de préparer le repas du soir ; des enfants se sauvent comme des moineaux effarouchés par notre approche, et les grands *tabous,* avec leurs petites mains béatement croisées sur leurs gros ventres, nous regardent passer, et semblent nous suivre de leurs yeux ronds et plats comme des assiettes.

Voilà une de ces journées qui font époque dans l'existence d'un voyageur, et dans bien longtemps je me souviendrai encore et j'aurai toujours devant les yeux ces grands sauvages bariolés et ces gros *boum-boum* sculptés au milieu du village de Mériver.

Dans ma prochaine lettre, je vous parlerai probablement des îles Loyalty ; j'y suis déjà passé en revenant des Hébrides, et j'en ai rapporté une si bonne impression que je vais y retourner incessamment, peut-être même m'y établir pendant quelque temps.

Je suis à Nouméa pour pas mal de mois encore ; écrivez-moi quand vous aurez un moment de libre, je me doute que vous devez être bien occupé.

Votre bien dévoué.

Ph. François.

Quatrième lettre.

Nouméa, 18 février 1889.

Mon cher Maître,

Que devenez-vous donc ? Depuis six mois et demi que j'ai quitté la France, je suis sans nouvelles de vous. Écrivez-moi à Nouméa, vous me rendrez bien heureux.

Je vous disais, dans ma dernière lettre, que j'allais profiter de l'occasion d'un vaisseau de l'État, le *Fabert,* pour faire une excursion aux Nouvelles-Hébrides ; c'est ce qui a eu lieu en effet. Pendant trente-quatre jours, j'ai parcouru non seulement tout l'archipel des Hébrides, mais encore les Loyalty, les Banks, Vanikoro et Santa-Cruz, tout près des Salomon.

Je voulais voir des barrières de coraux et des sauvages ; et j'ai vu les récifs où s'est perdu La Pérouse, et d'excellents Canaques qui s'offrent encore de temps en temps, lorsque l'occasion s'en présente, un bifteck d'homme blanc.

Je vous avoue que je m'attendais à avoir, à mes débuts en Océanie, quelque bonne déception. J'avais lu tant de descriptions enthousiastes que je craignais fort de trouver la réalité inférieure à ce que je me figurais. Eh bien, c'est le contraire qui a eu lieu.

Rien ne peut peindre la splendeur de ces îles océaniennes et le charme

qui s'en dégage; moi, pour ma part, je me déclare parfaitement incapable de le faire.

Les Nouvelles-Hébrides sont encore fort peu connues; l'intérieur de toutes les grandes îles est complètement inexploré et peuplé d'un très grand nombre d'indigènes absolument sauvages. C'est là une mine pour un naturaliste. J'ai essayé, dans le rapide voyage que je viens de faire, de recueillir le plus de renseignements possible, et j'en ai quelques-uns de fort intéressants.

La flore est d'une richesse inouïe; la végétation tropicale dans toute sa splendeur revêt ces îles, du sommet jusque dans la mer; c'est quelque chose comme ce que l'on rencontre aux îles de la Sonde ou à Madagascar, sinon plus riche encore. Mais, hélas! je ne suis pas botaniste, et il faudrait un spécialiste pour mettre en œuvre toutes ces richesses. Un minéralogiste trouverait aussi certainement beaucoup à faire dans ces îles, où nous avons vu un bon nombre de volcans en activité.

Je ne vous parlerai que de la faune, qui présente un grand intérêt; elle est déjà beaucoup moins pauvre que celle de la Nouvelle-Calédonie, elle rappelle par plusieurs traits la faune de la Nouvelle-Guinée dont elle semblerait être un prolongement méridional.

Il n'y a de mammifères terrestres que les grandes chauves-souris, les roussettes, analogues à celles de Calédonie; mais, en revanche, on rencontre fréquemment sur les côtes un intéressant sirenide, le dugong, qui est même très commun dans certaines îles basses, sur la côte de Mallicollo. On lui fait une chasse acharnée, et j'ai pu apprécier que les côtelettes de dugong constituent un plat absolument recommandable.

Des colons m'ont raconté que les femelles viennent souvent en grand nombre, le soir, à la côte, avec leurs petits; elles font entendre un grognement particulier et nagent sur le dos pour allaiter leurs *babys* au nombre d'un ou deux, en les tenant avec leurs nageoires à l'aisselle desquelles se trouve la mamelle.

Les Canaques, peu sensibles à ces touchantes scènes de famille, profitent de ce moment pour les cribler de flèches et de sagaies.

Les oiseaux sont mieux représentés que les mammifères. Avec le docteur du *Fabert*, qui s'occupe un peu d'ornithologie, nous avons dressé une liste d'une trentaine d'espèces que nous avons vues ou qui nous ont été signalées par les colons.

Ce qui domine, ce sont les colombides; nous en avons tué sept espèces.

Peu de rapaces. Nous n'avons vu qu'un seul épervier. Peu de grimpeurs: Une perruche, un martin-pêcheur, un très petit martin-chasseur.

Un certain nombre de très petits passereaux, un corvidé et une salangane.

Une dizaine d'échassiers de rivage, un canard, une poule d'eau, un plongeon d'eau douce.

Je ne parle pas des oiseaux de mer (fous, sternes, frégates, phaétons), qui se trouvent dans tout le Pacifique. Il y a le coq sauvage, et on distingue deux variétés: le coq proprement dit, semblable au petit coq de Cochinchine, et le coq domestique échappé, devenu marron.

Il y a encore un gallinacé intéressant et sans doute peu connu : c'est un mégapode de la taille d'une petite pintade, noir, à fortes pattes jaunes, à tête nue, avec caroncules rouges; cet oiseau pond cinq ou six œufs (j'ai pu m'en procurer) énormes vu sa taille, et les enterre en les recouvrant de bois pourri. Les Canaques racontent à ce sujet une histoire assez drôle. La femelle, disent-ils, lorsqu'elle a recouvert ses œufs, plante sur le nid un petit morceau de bois, puis elle abandonne le tout. Mais au bout d'une vingtaine de jours, elle revient, retire le morceau de bois indicateur avec son bec, gratte pour voir si ses œufs sont sur le point d'éclore, puis les recouvre et replante la bûchette. A partir de ce moment, elle revient tous les jours, jusqu'à ce que les petits étant nés, elle les emmène avec elle.

Ces sauvages sont de fins observateurs; il doit y avoir un bon fonds de vérité dans cette légende.

Enfin, il existe encore dans certaines de ces îles un oiseau que je n'ai pu voir, mais que je ferai certainement tous mes efforts pour me procurer.

D'après un colon qui en a tué souvent, c'est un *oiseau qui ne vole pas, qui a de grosses pattes à l'arrière, un grand bec et des plumes qui ressemblent à du poil.*

Un croquis que j'ai fait faire séance tenante accompagnait cette description, dans laquelle il me semble reconnaître un apteryx. Ce n'est pas impossible ; il y a bien un dronte vivant dans une des îles Samoa.

En tout cas, il faut le voir, et je ne négligerai rien pour cela.

Les reptiles nous présentent aussi des faits intéressants; sans parler des tortues et serpents de mer, il y a, aux Hébrides, au moins deux espèces de serpents terrestres venimeux, fort redoutés des indigènes, puis plusieurs espèces de lacertiens et de platydactyles.

Dans les rivières, plusieurs espèces de poissons, probablement spéciales, mais je n'ai pu m'en procurer.

Les mollusques terrestres et fluviatiles sont nombreux, et les quelques genres dont je vous envoie la liste renferment beaucoup d'espèces nouvelles. Les côtes et les récifs sont riches en espèces, la plupart recherchées par les Canaques qui en font leur nourriture et donnent les coquilles en échange de tabac; j'ai eu ainsi un grand nombre de nautiles, toutes de l'espèce ombiliquée.

Les crabes terrestres sont nombreux. Le crabe des cocotiers entre autres, et plusieurs autres, et on est tout surpris de rencontrer. au milieu des bois, ces personnages grimpant le long des arbres.

Comme arachnides, j'ai trouvé quelques belles araignées, puis un scorpion et une télyphone. Il y a aussi, paraît-il, une grosse araignée, large comme la main, disent les colons, dont la piqûre est mortelle.

Quoique la saison ne fût guère favorable (c'était la fin de la saison sèche), j'ai pu recueillir quelques insectes, de grands et beaux lépidoptères et plusieurs formes intéressantes de coléoptères (curculionides, scarabœides, buprestides et cerambycides); c'est chez ces insectes que l'on voit surtout combien la faune des Hébrides s'éloigne de celle de la Calédonie et de la Polynésie.

Quant à la faune marine, c'est tout autre chose ; les récifs sont constitués comme ceux que j'ai vus aux environs de Nouméa et aux Loyalty, c'est-à-dire présentent une richesse prodigieuse de coralliaires, mais d'une recherche difficile. Ce sont surtout des madrépores, porites, seriatopores, pocillopores et astraes qui constituent la masse ; là-dessus par-ci par-là on rencontre des représentants de presque tous les genres, et quelques échinodermes.

C'est surtout à terre qu'il faut chercher les faits nouveaux.

Mais j'allais oublier l'animal le plus intéressant de tous, l'indigène lui-même, le fier Canaque, qui se promène gravement, son arc et ses flèches à la main, vêtu d'un petit bâton dans le nez. Sur celui-là, il y en aurait long à vous conter ; c'est ce que je ferai probablement lorsque j'aurai fait une seconde tournée pour compléter mes renseignements.

Ici nous sommes en plein hivernage, c'est-à-dire pluie et chaleurs avec coups de vent ; aussi exploration du récif presque impossible ; et pourtant comme il est alléchant, ce récif, seulement un peu loin, à 14 milles de terre.

Je vais faire en Calédonie un séjour beaucoup plus long que je ne l'avais pensé d'abord, car je me suis convaincu que j'ai ici beaucoup plus de ressources comme matériaux et facilités de travail que je n'en aurai à Tahiti. Malheureusement, je suis arrivé juste après ce que l'on appelle la *floraison* du corail, c'est-à-dire, je crois, l'époque de sa reproduction ; mais les occupations ne manquent pas malgré cela.

Je termine ma lettre comme je l'ai commencée en vous priant, mon cher maître, de me donner de vos nouvelles adressées à *Nouméa*, poste restante, et de croire toujours, etc.

Ph. François.

P. S. Si vous pensez que les quelques renseignements que je vous envoie sur ma tournée des Hébrides puissent avoir de l'intérêt pour les lecteurs des *Archives* ou d'un autre périodique, faites de ma lettre et de toutes celles que vous recevrez de moi tel usage que vous jugerez convenable.

GENRE DE MOLLUSQUES RECUEILLIS AUX NOUVELLES-HÉBRIDES PENDANT LA CAMPAGNE DU « FABERT », DU 24 NOVEMBRE AU 28 DÉCEMBRE 1888

CÉPHALOPODES

Nautilus umbilicatus.

GASTÉROPODES

1° *Marins.*

Strombus.	Conus.	Trochus.
Pteroceras.	Pleurotoma.	Monodonta.
Terebellum.	Voluta.	Delphinula.
Murex.	Mitra.	Imperator.
Tanella.	Cypræa.	Solarium.
Trito.	Ovulum.	Pileopsis.
Cynodonta.	Natica.	Patella.

Terebra.	Pyramidella.	Patelloïdes.
Nassa.	Sigaretus.	Siphonaria.
Purpura.	Cerithium.	Bulla.
Ricinula.	Littorina.	Tornatella.
Columbella.	Nerita.	
Oliva.	Turbo.	

2° *Terrestres ou fluviatiles.*

Bulimus.	Melania.	Scarabus.
Partula (ou Diplomorpha).	Neritina..	Melampus.
Helix.	Navicella.	Hydrochæa.

Lamellibranches.

Pecten.	Pectunculus.	Lucina.
Spondilus.	Chama.	Venus.
Arca.	Hippopus.	Cytharca.
Avicula.	Tridacna.	Donax.
Pintadina.	Cardium.	Tellina, etc. [1]
Lithodomus.		

Cinquième lettre.

Nouméa, 18 mai 1889.

Mon cher Maître,

Vos deux lettres qui me sont arrivées presque coup sur coup m'ont fait le plus grand plaisir, et comme un bonheur non plus qu'un malheur n'arrive jamais seul, elles ont été le signal d'une série de chances et de bonnes nouvelles que j'ai eues successivement.

Je veux vous faire savoir tout ce que j'ai fait, et où j'en suis. Eh bien, je suis obligé de l'avouer, je n'en suis encore qu'au commencement, à l'installation ; et voici pourquoi je vais vous confier un secret que je vous prie de garder scrupuleusement dans la crainte que la chose n'arrive aux oreilles de mes parents qui pourraient s'inquiéter ; ma mère est surtout très prompte à le faire.

A mon premier voyage aux Nouvelles-Hébrides, j'ai fait connaissance avec les coraux, et les premiers rapports ont manqué d'aménité : je me suis fait, en marchant sur les récifs, une écorchure au-dessus de la malléole interne gauche, laquelle écorchure a dégénéré en un *ulcère* qui, au retour à Nouméa, m'a obligé de garder *deux mois* la chambre. A peine guéri, je suis reparti aux Hébrides, Loyalty et sud de la Calédonie. J'arrivais de ces excursions lorsque j'ai reçu vos deux lettres. Cette fois je n'ai point eu d'ulcère aux pieds, mais un petit à la main droite, qui pendant une quinzaine m'a beaucoup gêné, m'empêchant même d'écrire. Aujourd'hui il est en bonne voie de guérison ; j'ai même pu aller à la grève les après-midi d'hier et d'avant-hier, pour profiter de la grande marée... 1 mètre !!!

Vous me direz : « Pourquoi toutes ces excursions ? Pourquoi ne pas rester tranquille à travailler à Nouméa ou au phare ? » 1° Le transport qui devait

[1] Tous ces genres sont également calédoniens, mais quelques espèces diffèrent.

m'apporter une partie considérable de mon matériel au mois de décembre (les Messageries n'avaient voulu emporter ni alcool ni produits chimiques) avait tout laissé à l'arsenal de Brest ; je vais seulement le recevoir ces jours-ci par un voilier. 2° Avant de me fixer définitivement sur un point, je voulais en connaître un grand nombre, pour pouvoir déterminer à coup sûr le plus avantageux et ne pas m'exposer ensuite à avoir des regrets.

Aujourd'hui tout est arrêté et arrangé au delà de tout ce que je pouvais espérer. Le commandant directeur de l'artillerie (arsenal et ateliers de construction et réparation) a mis à ma disposition un laboratoire de chimie qui ne servait à personne et où je suis installé mieux que je ne pourrais l'être *dans plus d'une faculté de France.*

En bas de mon laboratoire, il y a une jetée, et des embarcations de l'artillerie entièrement à ma disposition.

Tous les matins, on me monte dans un tombereau un tonneau d'eau de mer, qui me suffit pour alimenter les aquariums que je suis en train de construire. J'ai emporté tout ce qu'il faut pour cela.

De plus, je suis lié avec les officiers de la *Saône* (l'aviso qui est en station à Nouméa). Le commandant m'a demandé de diriger des dragages qu'il fera avec son canot à vapeur, et il a mis un scaphandre à ma disposition.

Mais, sans tout cela, je n'ai qu'à descendre à marée basse avec mes seaux en toile et je trouve, au pied de mon laboratoire, des bancs de coraux superbes; ou bien en me faisant porter à cinq minutes plus loin, sur les récifs qui découvrent ou les îlots qui forment la rade, je fais des récoltes magnifiques.

Les espèces sont peut-être ici moins brillantes et moins grandes qu'aux Loyalty et aux Hebrides, mais qu'importe! Ici elles sont plus nombreuses, d'un accès plus facile et j'ai des facilités de travail, grâce aux relations que je me suis créées et à l'obligeance surtout du commandant d'artillerie, que je n'aurais *nulle part* ailleurs, sans compter que les Hébrides où j'avais pensé à aller sont assez malsaines et presque inhabitées par les blancs.

Aux Loyalty, il n'y a pas d'eau douce et l'on y rencontre beaucoup de difficultés d'installation. Aussi vais-je me fixer à Nouméa, y faire le gros de ma mission ; je n'irai à Tahiti et dans les archipels de l'Est que pour faire une tournée comparative et une excursion.

Vous me demandez des détails par le prochain courrier, dans quinze jours je vous enverrai une description détaillée avec plans de mon installation et des lieux de pêche. Je tâcherai d'y joindre des photographies.

Je vous enverrai aussi quelque chose sur la race et les mœurs des indigènes de ces îles.

Enfin je tâcherai de vous décrire un récif de coralliaires, mais cela plus tard, car c'est bien difficile.

Vos conseils et vos exhortations me font grand bien, ne me les ménagez pas.

Je réponds à quelques-unes de vos questions. Les pintadines sont rares et petites en Calédonie ; mais on en trouve aux Loyalty, qui sont pour les mollusques un des points, sinon le point le plus riche d'Océanie. Là aussi les

Nautiles sont communs. Je pourrai vous en procurer, car j'y ferai des excursions et je m'y créerai un correspondant.

Je n'ai pas encore trouvé de Placunes.

On trouve très communément ici un marteau qui n'a pas la forme typique. Je vous en enverrai.

J'ai trouvé à la grève, hier, un Nudibranche extrêmement beau et des quantités d'une sorte d'Aplysie très bizarre, qui vit à moitié enfoncée en terre ; elle a un faux air d'Holothurie et même de Tunicier, car, lorsqu'on la voit en place, on ne distingue qu'une masse informe avec deux trous (formés par les bords du manteau), l'un aspirant, l'autre rejetant l'eau. Du reste, ici, tout ce qui est animal sans coquille doit être à peu près inconnu. Il y a des Alcyonnaires et des Actinies absolument prodigieux ; envoyez-moi donc deux ou trois naturalistes pour m'aider. Il y aura de la besogne pour tous.

Je suis passé en vue de Vanikoro et j'ai eu beaucoup de renseignements. L'histoire des Brachiopodes couvrant les roches comme des moules est à reléguer, je le crains, avec celle des canards poussant sur les arbres.

Il n'y a jamais eu de naturaliste s'étant établi à Vanikoro. L'île est entourée de l'anneau de récifs le plus net et le plus complet que l'on puisse voir, laissant seulement deux petites passes très étroites et très difficiles. La côte est marécageuse et couverte de Palétuviers. Le commandant Bénier (un ami de l'amiral Cloué), qui commandait *le Fabert*, avec lequel j'ai fait toutes mes excursions, m'a donné ces renseignements. C'est lui qui est allé, il y a quelques années, à Vanikoro, chercher les débris du naufrage de La Pérouse.

Mais il y a en Calédonie, je le sais, des Térébratules grosses comme des noix. Je n'ai pas encore mis la main sur le nid, mais je le trouverai bien certainement.

Quant aux Tridacnes, je puis dès aujourd'hui vous en procurer, et je ferai tout ce que vous voudrez sur eux.

Lorsqu'on se promène à marée basse soit sur le récif, soit sur des tables rocheuses, on trouve des Tridacnes de différentes tailles. Les petites font saillie en dehors du substratum ; au contraire, généralement, les grosses sont complètement enfoncées.

A mesure qu'elle devient plus grosse, la Tridacne s'enfonce dans ledit substratum. Lorsqu'elle est sur le récif, les coraux qui sont autour d'elle contribuent, par leur croissance, à l'enfouir ; mais ce fait n'est plus admissible lorsque la bête est fixée, comme je l'ai vu, à la surface d'un marbre très dur. Là elle l'attaque évidemment.

Quel que soit le procédé, toujours est-il qu'il arrive un moment où la Tridacne, complètement enfoncée dans une logette, ne montre plus que la fente dentée de ses valves, par où sort le rebord du manteau, hérissé d'une multitude de tentacules oculifères.

La coquille dans cet état continue à croître indéfiniment et est obligée pour cela de creuser le calcaire autour d'elle, puisque la petite Tridacne qui était grosse comme le poing (plus ou moins), lorsqu'elle a été englobée dans le récif, arrive à la taille des bénitiers de Saint-Sulpice ou à celle de coquilles que j'ai vues à bord du *Fabert* et qui provenaient des îles Gilbert : près de 1 mètre

de grand diamètre, au moins 15 centimètres d'épaisseur à la charnière. Une valve seule faisait la charge d'un homme vigoureux. Le pauvre diable qui, se promenant sur le récif, engagerait son pied dans cet étau formidable, aurait la jambe coupée net.

Mais il arrive parfois que de jeunes Tridacnes imprévoyantes vont se fixer sur une roche cristalline ou volcanique; alors la malheureuse est obligée, ne pouvant creuser sa loge, de se soutenir pendant toute son existence fixée par son pied.

On trouve aussi ici des Hippopus qui sont très voisins, mais qui, même jeunes, n'ont jamais d'orifice produit par l'écartement des valves.

J'aurai du reste à revenir sur les Tridacnes, car je vais faire *tout* ce que vous m'indiquez. Continuez à me diriger et à disposer de moi.

Votre, etc.

[Ph. François.

V

RECHERCHES SUR LES ORGANES DE L'EXCRÉTION,

Par A. Kovalevsky.

Ein Beiträge zur Kenntniss der Excretionsorgane Sonderabdruck aus dem biologischen Centralblatt, Bd. IX, 2, 3, 4, 15 März, 1 und 15 April 1889.

L'idée de ces recherches a son origine dans les travaux bien connus de Heindenhain, Chrxonsczewsky et Wittich, desquels il résulterait qu'il existe, dans l'appareil urinaire des Vertébrés, deux parties distinctes au point de vue fonctionnel : les *glomérules de Malpighi* qui sécréteraient l'eau et les sels les plus solubles, tels que le chlorure de sodium, et les *Tubuli contorti*, qui sécréteraient l'urée, et peut-être l'acide urique et ses sels. Ces deux parties de l'organe se comportent, d'après ces auteurs, différemment, à l'égard des diverses matières colorantes; ainsi, le carminate d'ammoniaque est excrété par la première, et l'indigosulfate de soude (carmin d'indigo), par la seconde.

Les recherches des auteurs précédents, relatives aux seuls Vertébrés, n'ont été que fort peu étendues aux Invertébrés. E. Schindler[1] a étudié, sous ce rapport, les Insectes, et B. Solger[2], les Céphalopodes. Ces auteurs ont constaté que, chez les animaux en question, le carmin d'indigo injecté dans le corps s'élimine, chez les premiers, par les vaisseaux de Malpighi, et chez les derniers, par les appendices veineux. E. Metschnikoff[3] a expérimenté sur divers crustacés (Daphnides, *Branchipus* et *Estheria*), en les nourrissant avec du

[1] *Beiträge zur Kenntniss der malpighischen Gefässe der Insecten* (*Zeit. f. Wiss. Zool.*, Bd. XXX, 1878, p. 587).

[2] *Zur Physiologie der sogenannten Venenanhänge der Cephalopoden* (*Zool. Anz.*, 1881, n° 88).

[3] Communication verbale.

carmin en poudre; des essais semblables ont été tentés par l'auteur lui-même sur des larves de mouches[1], et par Hugo Eisig[2], dans son grand travail sur les capitellides. Mais ce sont là des essais isolés et un travail d'ensemble sur cette question était à faire.

L'auteur n'a pas cru devoir s'astreindre, dans cet exposé, à suivre, soit l'ordre chronologique de ses recherches, soit l'ordre systématique de la classification des animaux.

Sa méthode d'investigation est la suivante : comme matière colorante, il a employé le carmin en poudre, le carminate d'ammoniaque, le carmin d'indigo (indigo-sulfate de soude), le bleu d'alizarine, et, sur le conseil de M. Metschnikoff, le tournesol. Les animaux de taille suffisante ont été injectés, les plus petits, nourris avec la matière colorante. Les organes ont été observés frais et en coupes.

CRUSTACÉS.

Si l'on injecte un Astacus avec une solution de carminate d'ammoniaque à 1 centième, on trouve que, après quelques heures, la vésicule terminale[3] des glandes antennaires se colore peu à peu et de plus en plus en rouge. Au bout de deux ou trois jours, la coloration a atteint son maximum, et si l'on examine à ce moment les cellules de la vésicule terminale, on les trouve pleines de granulations rouges. Le noyau reste incolore ; seulés, les granulations sont rouges. Dans la cellule, ces granulations sont éparses; mais à son extrémité libre, c'est-à-dire tournée vers le centre de la vésicule terminale, elles se groupent en amas qui se séparent de la substance de la cellule et tombent dans la cavité, tout à fait de la même manière que le produit normal de sécrétion, d'après les observations de M. Grobben (fig. 12, de son mémoire).

Si l'on injecte du carmin d'indigo, la couleur bleue est absorbée et excrétée uniquement par les canalicules urinaires, et la vésicule terminale reste entièrement incolore. L'excrétion du carmin d'indigo a lieu seulement dans les canalicules urinaires qui forment les parties superficielles de la glande; les parties centrales de celle-ci restent incolores. Le mode d'excrétion est tout à fait différent de celui du carminate d'ammoniaque, par la vésicule terminale. Le noyau de la cellule est toujours incolore ; sous les cellules, on trouve une épaisse couche de cristaux bleus de carmin d'indigo; les cellules elles-mêmes sont en général incolores, à l'exception de quelques-unes dont le protoplasma est traversé par des filaments bleus; ces filaments bleus, composés vraisemblablement de granulations, se groupent en faisceaux vers la partie de la cellule tournée vers la cavité de la glande, et là, se jettent dans une épaisse couche bleue qui représente évidemment le produit de sécrétion. La plupart

[1] *Zum Verhalten des Ruckengefässes und des guirlandenförmigen Zellenstranges der Musciden während der Metamorphose* (*Biolog. Centralbl.*, Bd. VI, p. 75).

[2] *Die Capielelliden in Fauna u. Flora des Golfes von Neapel*, XVI[e] Monographie. Berlin, 1887.

[3] D'après la terminologie adoptée par Grobben dans son travail sur *les Glandes antennaires des Crustacés.*

des filaments bleus s'arrêtent au niveau du noyau, mais quelques-uns arrivent jusqu'à la base de la cellule plongée dans la couche des cristaux.

Si l'on injecte un mélange de carmin d'indigo et de carminate d'ammoniaque rendu absolument intime par l'agitation et par une coction des deux substances ensemble pendant plusieurs jours, la glande urinaire fait une séparation exacte des deux matières colorantes : la première se retrouve uniquement dans les canalicules glandulaires ; la deuxième, dans la vésicule terminale.

Cette expérience confirme absolument les vues de Weissmann[1] et de Grobben[2] qui considèrent la vésicule terminale des glandes antennaire et coquillière, comme correspondant physiologiquement aux glomérules de Malpighi, et les tubes glandulaires aux canalicules urinaires des vertébrés.

Après cela, l'auteur a injecté les animaux avec les matières colorantes recommandées par P. Ehrlich[3], en particulier avec le bleu d'alizarine et l'*indophénol blanc*. La première de ces substances lui donna seule des résultats ; avec elle, les vésicules terminales se colorèrent en bleu, et les tubes glandulaires en brun ; dans ces derniers, la couleur était semblable à celle de cette substance, à l'état humide ou en solution récente. D'ailleurs, on ne peut admettre qu'elle ait été excrétée telle qu'elle était injectée dans le corps, car, après l'injection, elle devient bleue dans le corps, et redevient brune dans les canaux sécréteurs. Ensuite il a injecté, par petites portions et en plusieurs jours, une solution faible de chlorure de fer dans un *Astacus*. Plus tard, en ouvrant l'animal et en traitant les glandes antennaires par une solution acidifiée de prussiate jaune de potasse, il vit se colorer en bleu intense la vésicule terminale et la partie superficielle des tubes glandulaires, c'est-à-dire les mêmes parties qui sécrètent le carmin ammoniacal et le carmin d'indigo. Il faut remarquer que, dans ces circonstances, le réactif ferro-potassique tuait les cellules et permettait à la substance colorante contenue dans les cellules de colorer le noyau. Enfin, il injecta une solution concentrée de teinture de tournesol ; la vésicule terminale se colora en rouge, qu'une faible addition d'alcali fit virer au bleu. Cette expérience montre que la réaction dans les cellules est acide. Les canaux de la glande ne prennent pas la teinture de tournesol. Chez les Astacus, la coloration de la vésicule terminale par ce réactif est faible et nullement à comparer avec la coloration rouge intense que l'on obtient chez le *Palæmon*. Il est à noter encore que la sécrétion du carmin d'indigo et du fer, par les canaux de la glande, a lieu spécialement dans cette partie voisine de la vésicule terminale désignée sous les noms de *bande verte* ou de *sac*, par Vassilieff[4], et de *portion claire*, par Grobben. Le reste de la glande, désigné par Vassilieff, sous le nom de *bande blanche transparente*, et par Grobben, sous celui de *portion large et pâle*, ne prend aucunement part à cette sécrétion.

De là, on peut conclure qu'il y a, dans la glande antennaire de l'écrevisse,

[1] *Ueber Bau und Lebens erscheinungen von Leptodora hyalina* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, Bd. XXIV, p. 394).

[2] *Die Antennendrüsen der Crustaceen* (*Arb. aus dem zool. Instit., in Triest*, Bd. III, p. 12).

[3] *Das Sauerstoffbedürfniss des Organismus*. Berlin, 1885, p. 21.

[4] *Sur les reins de l'écrevisse* (en russe). Varsovie, 1879.

trois parties physiologiquement distinctes: 1° la vésicule terminale à réaction acide; 2° la première portion des canaux glandulaires, où se sécrète le carmin d'indigo et où, comme nous le verrons plus tard, la réaction est alcaline, et enfin, 3° la bande blanche de la glande, qui est indifférente aux substances sus-mentionnées. Cependant, dans les injections abondantes et de longue durée, quelques parcelles de carmin d'indigo arrivent jusqu'à cette dernière portion.

Pour les particularités relatives à chaque groupe de crustacés, nous renvoyons au mémoire de l'auteur.

INSECTES.

En 1886, l'auteur publia, dans le *Biologischer Centralblatt* (vol. VI, p. 75), quelques-unes de ses observations sur le rôle des cellules péricardiales et des cordons festonnés de cellules, chez les Muscidés. Il démontra que l'une et l'autre de ces formations cellulaires sont composées d'éléments qui ont pour fonction de purifier le sang, d'en extraire les substances étrangères nocives, d'absorber ces substances dans leur protoplasma, et de les enlever ainsi à la circulation dans l'organisme.

Comme ces cellules n'ont aucun conduit excréteur pour épancher leurs produits au dehors, elles doivent le conserver dans leur sein jusqu'à leur mort, c'est-à-dire jusqu'à leur destruction, qui arrive au moment de la métamorphose, où elles sont mangées par les Phagocytes.

Ces recherches furent étendues par l'auteur, en 1886, à d'autres insectes, et donnèrent le même résultat (larves de différentes espèces de *Culex*, larves de *Chironomus*, de *Corethra* et d'Ephémères).

Pour les larves de *Chironomus* et de *Culex*, il suffit de mettre dans l'eau, où elles vivent, du carmin finement pulvérisé ou du bleu de méthylène, ou de la vésuvine, pour obtenir, au bout de deux ou trois jours, une belle et intense coloration des cellules péricardiales.

Pour les larves de *Corethra*, il faut user d'artifice. Elles restent incolores dans l'eau additionnée des substances précédentes, mais si on y met des Daphnies, celles-ci absorbent la couleur dans leur intestin, et, par elles, les larves de *Corethra* se colorent aussi. C'est l'intestin qui se colore le premier; puis la couleur passe dans le sang, et, de là, dans les cellules péricardiales. Diverses granulations se colorent aussi dans les cellules musculaires, intestinales, trachéennes, hypodermiques, et dans les globules sanguins. Quant aux cellules péricardiales, elles se colorent si fortement, qu'elles deviennent noires. Cette absorption si intense de la matière colorante finit même par les tuer; elles prennent un contour irrégulier et peu à peu se résorbent. Les larves privées de leurs cellules péricardiales peuvent vivre encore, mais l'auteur ne peut préciser combien de temps.

Pour les chenilles des papillons, on ne réussit pas en saupoudrant ou teignant les feuilles qu'elles mangent avec les matières colorantes. Il faut leur injecter le liquide colorant dans la cavité générale; on obtient alors les résultats habituels. Chez la larve d'*Athalia spinarum*, le tissu péricardial qui se colore, entoure non seulement le corps, mais se prolonge aussi autour du tube di-

gestif et dans la paroi du corps. Les mêmes résultats ont été obtenus avec divers orthoptères : *Forficula*, *Blatta*, *Priplaneta*, *Acridium*, *Gryllotalpa*, diverses espèces d'*Anoplia*, des larves d'*Oryctes*.

Un autre réactif peut être employé pour ces mêmes expériences. Ce sont les sels de fer, en particulier le $FeCl^3$, injecté, en solution à 1 centième, dans la cavité générale. Après avoir ouvert l'animal, on l'arrose de prussiate jaune de potasse acidifié. Les parties qui se teignaient en rouge, avec le carmin, deviennent bleues, ce qui montre qu'elles ont absorbé le fer; mais d'autres organes aussi prennent la coloration, les muscles, par exemple, et parfois aussi les glandes séricigènes.

Un troisième réactif, très intéressant dans ce genre d'expériences, est celui dont E. Metschnikoff a eu le premier l'idée, à l'occasion de ses recherches sur la nutrition intracellulaire. C'est une émulsion de tournesol bleu. Quand on l'injecte, les cellules péricardiques deviennent rouges comme avec le carmin, ce qui prouve, en outre, que la réaction est acide dans ce tissu, mais légèrement, car il suffit d'exposer l'organe aux vapeurs d'ammoniaque pour le ramener au bleu. Ce réactif, appliqué à la plupart des insectes dont il a été parlé ci-dessus, a toujours donné les mêmes résultats.

Plateau a montré que, dans le tube digestif des insectes, il y a des parties acides et d'autres alcalines. L'alimentation avec le tournesol permet de préciser les limites des régions acides et alcalines. Ainsi, dans les larves de mouches, l'estomac suceur, l'œsophage, le proventricule avec son appendice cæcal, sont toujours bleus, c'est-à-dire alcalins; l'intestin moyen est bleu aussi dans sa partie supérieure, mais sa moitié inférieure est fortement rougie, c'est-à-dire acide; l'intestin postérieur est alcalin.

Chez la mouche adulte, ces régions diverses ont la même réaction que chez la larve, mais les poches rectales présentent une particularité. Le contenu est d'abord bleu, mais si on les abandonne quelque temps sur la platine du microscope, la couleur passe au rouge, en commençant aux papilles rectales, pour s'étendre peu à peu.

Chez les larves de *Tenebrio molitor*, il y a aussi, à la partie inférieure de l'intestin moyen, une région acide.

En ce qui concerne les tubes de Malpighi, l'auteur a refait les expériences de E. Schindler[1] avec l'indigo-carmin, mais il a examiné les tissus vivants. Il a trouvé, comme lui, que l'indigo-carmin se déposait sous forme d'aiguilles cristallines dans les tubes de Malpighi, d'où il passe peu à peu dans l'intestin postérieur. Mais, à l'inverse de Schindler, il a toujours trouvé les noyaux des cellules incolores. Qu'on les examine à l'état frais ou dans l'alcool fort, le résultat est le même; mais, quand on les met dans l'alcool faible, la substance colorante se redissout et se fixe sur les noyaux, comme cela a lieu d'ordinaire dans les tissus tués. Les noyaux vivants ne se colorent jamais.

Enfin, si l'on injecte un mélange aussi intime que l'on peut le faire de carminate d'ammoniaque et de carmin d'indigo, constamment le premier est

[1] *Beiträge zur Kenntniss der malpighischen Gefässe der Insecten* (*Zeit. f. Wiss. Zool.*, Bd. XXX, 1878, S. 587).

absorbé par les cellules péricardiales, et le second par les tubes de Malpighi. Jamais l'inverse n'a lieu ; le triage est parfait.

Si l'on compare maintenant les Insectes aux Crustacés, on peut dire que, chez les insectes, la fonction mixte de la glande antennaire ou de la glande coquillière est séparée et remplie par deux organes distincts : la fonction des canaux urinaires est remplie par les tubes de Malpighi, et celle de la vésicule terminale, par les cellules péricardiales.

MOLLUSQUES.

Un *Pecten*, injecté avec le mélange intime de carmin et de carmin d'indigo, a montré, au bout de quelques heures, le corps de Bojanus coloré en bleu et les appendices des oreillettes décrites par Grobben[1], sous le nom de *glandes péricardiales*, colorés en rouge. Dans le corps de Bojanus, la substance bleue était déposée, sous forme de petites aiguilles cristallines, dans la vacuole des cellules sécrétantes, autour du granule de substance excrémentitielle qui y était déjà contenu. L'excrétion du carmin d'indigo a donc lieu dans le point précis où a lieu aussi la sécrétion urinaire. Le carmin, au contraire, était déposé dans les cellules des glandes péricardiales, sous forme de granules disséminés dans le protoplasma cellulaire.

Si, au lieu de ces substances, on injecte de la teinture de tournesol, elle se fixe dans les glandes péricardiales et y devient rouge, ce qui prouve que la réaction est acide dans ces glandes. En les exposant aux vapeurs d'ammoniaque, on les ramène au bleu.

Avec les *Cardium*, *Venus*, *Tellina*, on obtient le même succès. Avec les *Unio* et *Anodonta*, le résultat se fait attendre plus longtemps, mais, au bout de trois ou quatre jours, il est atteint.

Chez les Gastéropodes, le résultat est un peu différent. Des *Helix*, *Paludina vivipara*, injectés avec le mélange violet de carmin et de carmin d'indigo, deviennent d'abord violets, puis rouges, par le fait que le carmin d'indigo est seul excrété. Il est absorbé par le corps de Bojanus, et de la même manière que chez le *Pecten*, sous forme de petits cristaux, autour de la concrétion contenue dans la vacuole des cellules de l'organe. Avec le temps, la couleur rouge disparaît à son tour.

Chez les *Haliotis*, Wegmann[2] a décrit deux corps de Bojanus, un droit et un gauche. Ce sont deux glandes bien différentes au point de vue physiologique. La droite est le véritable organe de Bojanus; elle absorbe le carmin d'indigo. La gauche est une glande spéciale, munie de prolongements en doigts de gants qui flottent dans le courant sanguin et qui rappellent les appendices veineux des Céphalopodes. Il m'est arrivé souvent de remplir ces papilles de carmin.

Chez les Céphalopodes, les résultats sont aussi très nets. Le cœur branchial

[1] Grobben, *Die Pericardialdrüsen der Lamellibranchien* (*Arb. aus dem Zool. Instit. zu Wien*, Bd. VII, 1888).

[2] *Archives de zoologie expérimentale*, 2e série, t. II, p. 326.

fixe le carmin et devient rouge, les appendices veineux absorbent le carmin d'indigo et se colorent en bleu. Si l'on injecte du tournesol, il se fixe dans le cœur branchial où il prend une couleur rouge que l'on peut faire virer au bleu au moyen de vapeurs ammoniacales.

Chez les *Dentalium*, les expériences ne réussissent qu'incomplètement. Les deux glandes désignées par de Lacaze-Duthiers, sous le nom d'organes de Bojanus, ne fixent que rarement le carmin d'indigo, et cette substance se retrouve dans les cellules sous forme de granules et non sous forme de cristaux, comme chez les autres Mollusques. D'ailleurs, on sait que les cellules de ces glandes ne possèdent pas ici la vacuole caractéristique avec la concrétion urinaire.

En somme, chez les Mollusques, le carmin d'indigo est excrété par la glande urinaire, et au point même où a lieu, dans les cellules de cette glande, le dépôt des urates. La glande urinaire a toujours une réaction alcaline. Les Mollusques possèdent deux organes distincts qui correspondent physiologiquement aux corpuscules malpighiens et aux *tubuli contorti* des Vertébrés.

VERS.

Les expériences ont été exécutées principalement chez la *Nereis cultrifera* et chez le *Lumbricus*. Chez la première, le carmin ammoniacal, injecté seul, se fixe dans le canal contourné de l'organe segmentaire. La couleur rouge se retrouve sous forme de granulations dans les cellules. Le tournesol est absorbé par les mêmes cellules et les teintes en rouge, en raison de leur réaction acide. Les vapeurs d'ammoniaque font virer la couleur au bleu. Si l'on injecte le mélange de carmin d'indigo et de carmin, le carmin se fixe dans les points indiqués; quant au carmin d'indigo, il est absorbé par les globules sanguins, et surtout par des groupes de glandes cutanées unicellulaires, qui sont disposées métamériquement à la face dorsale du corps.

Chez le *Lumbricus*, le carmin se dépose dans une partie restreinte de l'organe segmentaire, celle qui est désignée par la lettre *d*, ou celle comprise entre les lettres *f* et *l*, dans la figure 1 de la planche XII, du travail de Gegenbaur, sur les prétendus organes respiratoires du ver de terre (in *Zeit. f. Wiss.*, Bd. IV).

Le carmin d'indigo ne paraît pas se fixer dans l'organe segmentaire, bien que, parfois, il soit bleui par de la substance bleue entraînée à son intérieur. Les cellules chloragènes se colorent en vert, par suite de la combinaison de la matière bleue, avec leur couleur naturelle qui est jaune. Les vaisseaux sanguins sont colorés en bleu intense comme s'ils étaient injectés. Le tournesol se fixe au même point des organes segmentaires que le carmin et y devient rouge, et aussi dans une autre région du même noyau, celle désignée par Gegenbaur, par les lettres *a' a''*.

Chez les *Aphrodites* et *Polynœ*, le carmin est absorbé par les organes segmentaires, tandis que le carmin d'indigo n'est point absorbé.

Les *Phascolosoma* et *Aspidosiphon* injectés avec le mélange de carmin et de carmin d'indigo ont montré leurs deux organes segmentaires colorés en bleu,

peu intense, tandis que les cellules péritonéales qui recouvrent l'intestin terminal sont devenues rouges. Le tournesol se fixe au même point que le carmin et y devient rouge. Les Bonellies ont montré une réaction acide des appendices branchiformes de l'intestin postérieur. Les entonnoirs ciliés sont toujours restés incolores. L'auteur n'a pu avoir aucun exemplaire de *Sipunculus nudus.*

HIRUDINÉES.

Chez les Hirudinées, les résultats ne sont pas très nets (*Clepsine*, *Nephelis*, *Hirudo*). Le carmin est excrété par les cellules du canal segmentaire. Mais, diverses cellules éparses dans le corps se colorent aussi. Avec le carmin d'indigo, les vaisseaux se teignent en bleu, comme chez les *Lumbricus*, mais certaines cellules de la cavité générale se colorent aussi.

ÉCHINODERMES.

Les animaux soumis à l'expérience étaient l'*Astropecten aurantiacus*, l'*A. pentacanthus*, l'*Echinus microtuberculatus*, et le *Strongylocentrotus lividus*. Le liquide a été injecté tantôt par un ambulacre, tantôt dans la cavité générale. Dans le premier cas, le système ambulacraire devient tout rouge, mais, au bout de peu de jours, la couleur se localise dans les organes de Tiedemann, dont les cellules se garnissent chacune de gros globules rouges. Cela s'applique au carmin, naturellement. Quant au carmin d'indigo, l'auteur n'a pu le retrouver dans cet organe. Le tournesol ne donne pas de résultats bien nets. Le prétendu cœur ne se colore pas avec le carmin. En injectant par la cavité générale, les corps de Tiedemann restent incolores.

Les Échinides ont été injectés seulement par la cavité générale. Dans ces circonstances, la glande du canal du sable se colore en rouge, mais les corps de Tiedemann restent incolores.

En somme, la glande du canal du sable paraît être l'organe excréteur de la cavité générale, et les corps de Tiedemann, celui de l'appareil aquifère. Ces deux organes paraissent avoir l'un et l'autre une réaction acide. Chez les Echinides, l'auteur a observé de véritables pulsations, quoique non régulières, de la glande ovoïde.

ASCIDIES.

Les formes examinées sont la *Phallusia mentula* et une espèce de *Molgula*. Tous les organes sont, comme on sait, noyés dans un parenchyme où abondent les vésicules composées de cellules, dans lesquelles on trouve une ou plusieurs concrétions. Le carmin d'indigo se fixe dans ces cellules sous la forme de petits cristaux en aiguilles, autour du noyau, exactement de la même manière que dans le corps de Bojanus des Mollusques. Le carmin injecté avec le carmin d'indigo colore des globules sanguins, des muscles, mais aucun organe qui puisse être considéré comme chargé de l'excréter.

Chez les Molgules, qui ont un organe urinaire spécial, composé de cellules qui se chargent des concrétions et les déversent ensuite dans la cavité de l'or-

gane, le carmin d'indigo suit exactement le même chemin que les produits excrémentitiels normaux. Quant au carmin, je n'ai pu voir comment il était excrété. L'organe urinaire des Ascidies correspond physiologiquement aux canalicules urinaires des Vertébrés. Quant à la glande hypophysaire, qui a été considérée comme un organe excréteur, et que Julin[1] compare au rein céphalique, elle ne saurait représenter que la partie correspondant aux glomérules des Vertébrés, ou à la vésicule terminale des Crustacés, ou encore à la glande péricardiale des Mollusques, puisque l'autre partie de l'appareil excréteur, la partie alcaline, a son siège ailleurs.

Les résultats précédents ne sont que des constatations préliminaires, et l'auteur a l'intention d'approfondir ce sujet.

APPENDICE.

L'auteur a nourri un chien, possédant dans son foie des vésicules d'Echinocoques, avec des aliments mélangés de carmin. Le système aquifère du *Tœnia echinococcus* a été coloré, principalement les deux grands vaisseaux longitudinaux.

En nourrissant longtemps une Térébellide (*Mellita adriatica*) avec du carmin, l'auteur a pu colorer l'anse interne de l'organe segmentaire. Cette anse, qui a d'ailleurs une structure spéciale, serait donc la partie acide de l'appareil excréteur.

Chez les Scorpions, l'auteur a constaté que la partie *médullaire* (Lankester)[2] de la glande coxale absorbait le carmin.

Chez des Vertébrés, Souris, Chiens, Pigeons, injectés avec le tournesol, l'urine ou les sédiments urinaires deviennent rouges en quelques minutes et passent au bleu par l'addition d'un alcali. Chez une Souris, le rein était tout bleu, et cette coloration était donnée par les granulations des cellules des canalicules urinaires. Les noyaux étaient tous incolores. Des têtards de *Bufo cinerea* ont donné le même résultat que cette Souris. L'auteur s'explique ce résultat de la manière suivante : le tournesol bleu excrété par les glomérules acides passe au rouge ; celui qui est excrété par les canalicules reste bleu dans les cellules, mais passe aussi au rouge dès qu'il est tombé dans l'urine, par suite de l'excès d'acidité de celle-ci.

Je puis ajouter au résumé de ce remarquable travail, que j'ai vu moi-même à Odessa, plusieurs préparations et expériences de M. Kovalevski, et que j'ai été frappé de la netteté des résultats.

Yves Delage.

1 *Recherches sur l'organisation des Ascidies simples* (*Arch. de biologie*, t. II, 1881).

2 *The coxal glandes of Limulus, Scorpio and Mygale* (*Quarterly Journal of Mikr. Science*, vol. XXIV, 1884, p. 156 and Taf. VIII, fig. 7).

VI

SUR LA STRUCTURE DU PROTOPLASMA,

Par Bütschli.

(Ueber die Struktur des Protoplasmas.)

Étant de passage à Heidelberg, j'ai eu l'occasion de voir les très intéressantes préparations du professeur Bütschli, relatives à ses essais de fabrication de protoplasma artificiel. Ces expériences ont été l'objet d'une communication préliminaire dans les *Verhandlungen des Naturhist. Med. Vereins zu Heidelberg*, N. F., Bd. IV, Heft 3, 3 mai 1889; mais ce petit recueil est si peu connu, que très probablement les lecteurs des *Archives* n'en auraient pas eu connaissance avant la publication du travail *in extenso* de l'auteur. Aussi, profiterai-je avec empressement de l'autorisation que le professeur Bütschli a bien voulu me donner d'en présenter ici un résumé.

D'après les observations de Kuppfer, Fromann, Heitzmann, Klein et autres, le protoplasma aurait une structure réticulée; il serait formé d'une charpente d'une substance plus consistante formant un réseau dans les mailles duquel serait une substance plus claire. Dès 1878, M. Bütschli a exprimé l'opinion que cette structure réticulée n'était pas réelle et que la vraie structure de la substance vivante était vacuolaire, comparable à celle de la mousse de savon. Dans ses recherches ultérieures, il s'est de plus en plus fortement convaincu de la structure vacuolaire du protoplasma et l'a de plus en plus énergiquement défendue[1]. Dans un travail récent[2], il a même tiré de cette structure vacuolaire cette conclusion que le protoplasma ne saurait s'accroître par intussusception comme on l'a cru jusqu'ici. Tout cela l'a conduit peu à peu à l'idée qu'il serait possible de fabriquer des substances qui auraient la même structure que le protoplasma et, comme conséquence de cette structure, un certain nombre des propriétés caractéristiques de cette substance.

Il s'agissait d'obtenir une substance formant mousse, avec des vacuoles de dimensions semblables à celles du protoplasma. Après de nombreux essais infructueux, M. Bütschli est arrivé à obtenir une mousse à éléments relativement très fins, en agitant fortement et longtemps une solution épaisse de savon avec de la benzine ou du xylol. La paroi des vacuoles formant la charpente de soutien est formée par la solution de savon, et le contenu des vacuoles par la benzine ou le xylol. Cette mousse est très durable; dans un flacon bouché, elle peut se conserver plus de deux mois sans que ses éléments se séparent; elle serait suffisante pour l'examen microscopique, mais il est pos-

[1] *Einige Bemerkungen ueber gewisse Organisationsverhältnisse der sog. Cilioflagellaten und der Noctiluca* (*Morphol. Jahrbuch.*, Bd. X, 1883). — *Kleine Beiträge zur Kenntniss mariner Rhizopoden* (*Ibid.*, Bd. XI, 1884).

[2] *Müssen wir ein Wackslhum des Plasmas durch Intussusception annehmen?* (*Biol. Centralblatt*, 1888).

sible d'en fabriquer de bien meilleure à vacuoles beaucoup plus petites ayant tout à fait la structure du protoplasma et n'offrant pas l'inconvénient qu'a celle-ci, de ne pouvoir être étudiée que dans la benzine ou dans un véhicule analogue.

Les travaux de Quincke[1], où cet auteur montre que des liquides aqueux peuvent diffuser à travers l'huile grasse, ont donné à M. Bütschli l'idée d'une nouvelle méthode pour fabriquer une mousse à éléments très petits et pouvant se conserver dans des liquides aqueux. On commence par pulvériser aussi fin que possible du sucre de canne ou du sel de cuisine; on ajoute de l'huile d'olive vieille et on mélange intimement de manière à obtenir une bouillie bien homogène. On prend, de cette bouillie d'huile et de sucre ou d'huile et de sel de cuisine, de toutes petites gouttes, de 1 dixième à 5 dixièmes de millimètre de diamètre que l'on fait tomber sur un couvre-objet, on garnit d'un peu de cire ou de paraffine les quatre coins du couvre-objet de manière à éviter l'écrasement de la parcelle de bouillie et on le renverse sur le porte-objet dans une petite goutte d'eau.

Le but de cette manipulation est de placer la gouttelette de bouillie dans l'eau de manière que celle-ci, appelée par le sucre ou le chlorure de sodium, diffuse à travers l'huile et transforme chaque particule de ces substances solides en une solution aqueuse, en sorte que l'on doit avoir à la fin une mousse formée par la réunion d'une multitude de globules microscopiques formés chacun d'une paroi d'huile et d'un contenu aqueux (solution concentrée de sucre ou de chlorure de sodium).

L'expérience réussit complètement. Après vingt-quatre heures de séjour dans la chambre humide, les gouttelettes de bouillie sont transformées en une mousse parfaitement opaque, blanche comme du lait. La structure vacuolaire est parfaitement reconnaissable au microscope. Mais l'opacité de la préparation est un inconvénient sérieux auquel il faut absolument remédier. Pour cela il suffit de remplacer l'eau dans laquelle baigne la goutte de mousse par de la glycérine. Celle-ci diffuse comme avait fait précédemment l'eau et prend peu à peu sa place dans les vacuoles qui deviennent ainsi tout à fait transparentes. Ces gouttes de mousse transparente sont parfaitement liquides; elles se mettent en boule dès qu'elles sont abandonnées à elles-mêmes et il faut les comprimer entre la lame et la lamelle pour les étudier commodément.

Les vacuoles de ces gouttes spumeuses ont donc une paroi d'huile et un contenu de glycérine aqueuse; leur petitesse est telle, qu'à certains endroits il faut un objectif à immersion homogène pour les distinguer. Par places même, la structure vacuolaire devient impossible à définir, et il faut chercher des points de la préparation où les vacuoles soient moins fines pour la reconnaître; mais il n'y a pas le moindre doute que cette structure vacuolaire n'existe aussi là où on ne peut la voir. La structure est tout à fait celle de la

[1] *Ueber periodische Ausbreitung an Flussigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen* (*Annalen der Physik und Chemie. N. F.*, Bd. XXXV, S. 580-642).

mousse de savon, mais à vacuoles extrêmement petites. Comme dans la mousse de savon, les vacuoles ont une forme polyédrique, variable à l'infini dans le détail. Naturellement la paroi huileuse est un peu plus épaisse dans les points où elle est commune à plusieurs vacuoles contiguës, et ces endroits épaissis offrent l'apparence des points nodaux d'un réticulum. Si l'on examine la préparation sans apporter une attention très grande, ces points nodaux sont vus à l'exclusion des parois plus minces et moins visibles, et l'aspect est tout à fait celui d'un protoplasma granuleux (microsomes du protoplasma). Mais, en examinant avec plus de soin, on arrive à voir, comme dans le protoplasma, les parois des vacuoles et à discerner la structure vraie de l'ensemble.

L'examen des parties périphériques de la goutte de mousse apporte un nouveau fait en faveur de l'identité de structure entre cette goutte et le protoplasma. La couche périphérique est différenciée en une sorte de membrane assez bien délimitée en dehors et même en dedans. Cette couche se montre finement striée en direction radiaire; elle est formée d'une seule rangée d'alvéoles rangées radiairement les unes à côté des autres et constitue une vraie couche cutanée. Pour peu que l'on connaisse la structure des organismes unicellulaires, on ne pourra manquer d'être frappé de la parfaite ressemblance entre cette couche alvéolaire superficielle et la couche protoplasmique périphérique des organismes en question. L'existence d'une couche périphérique différenciée du reste du protoplasma a été signalée par Strasburger dans le plasmodium des Myxomycètes et dans les zoospores des algues, et par M. Bütschli lui-même chez certains Flagellates, chez beaucoup de Ciliés (couche alvéolaire des Ciliés) et, tout récemment, chez *Amœba proteus* et chez un autre Rhizopode. Chez ces derniers Protozoaires, la couche alvéolaire est extrêmement mince, mais on peut cependant la reconnaître en employant les plus forts grossissements.

Il n'est pas douteux que cette couche périphérique des gouttes de mousse ne soit de même nature que celle du protoplasma des Protozoaires. Il y a cependant une différence très fréquente et qui doit être signalée.

La couche superficielle d'alvéoles des gouttes de mousse est entièrement liquide; rompue, elle se reforme, et les gouttelettes s'y meuvent sans détruire l'arrangement de ses parties. Cet arrangement est un simple phénomène mécanique provenant de ce que les cloisons qui partent de la couche superficielle sont perpendiculaires à la surface. Dans le protoplasma, au contraire, il y a toujours au moins une mince couche superficielle solide, ce que l'auteur appelle la *Pellicula*. Vraisemblablement, il y a aussi des parties solides dans les régions immobiles du corps des Amibes et des organismes semblables. Les remarques que nous venons de faire au sujet de la surface extérieure s'appliquent aussi aux surfaces intérieures qui limitent les grandes vacuoles aussi bien dans les mousses que dans le Protoplasma.

Le mode de formation des vacuoles des mouses a été expliqué plus haut par la simple substitution de l'eau, puis de la glycérine aux particules de sucre ou de sel marin dans la bouillie faite avec l'huile et ces substances finement pulvérisées. Mais, malgré tout le soin apporté à la pulvérisation, les particules de

sucre ou de sel marin sont relativement grosses, et il est à croire qu'un autre phénomène intervient.

Si on laisse une gouttelette d'huile grasse entre lame et lamelle dans une solution faible de sel marin, on voit peu à peu la gouttelette se troubler et finalement s'émulsionner tout à fait. Elle se montre remplie de gouttelettes minuscules de la solution saline. La même chose arrive à la longue avec l'eau simple et aussi pour des huiles grasses différentes telles que l'huile d'amandes ou l'huile de foie de morue. Diverses considérations ont amené l'auteur à penser que ce phénomène était dû à la présence dans l'huile d'une minime quantité de savon. L'expérience a confirmé cette idée, car si l'on ajoute à de l'huile d'olive chauffée au bain-marie une petite quantité de savon de Venise ou de savon gras, les gouttelettes de cette huile s'émulsionnent dans l'eau beaucoup plus rapidement. De là, l'auteur conclut que l'eau, diffusant à travers l'huile, va dissoudre les particules de savon et forme ainsi des gouttelettes d'une solution aqueuse de savon qui, n'étant plus solubles dans l'huile, restent isolées à son intérieur et forment l'émulsion.

L'auteur a cherché à tirer parti de ces phénomènes pour obtenir des émulsions encore plus fines. Pour cela, il fait une bouillie avec quelques gouttes d'huile d'olive et du carbonate de potasse finement pulvérisé et met des gouttelettes de cette bouillie dans l'eau entre lame et lamelle. Son attente n'a pas été déçue, et en vingt-quatre heures environ il a obtenu une émulsion parfaite dans laquelle il a substitué à l'eau de la glycérine étendue de un demi à un tiers d'eau. Quand l'expérience a bien réussi, les gouttes se montrent composées de vacuoles extrêmement petites avec une couche périphérique à vacuoles radiaires, bien reconnaissables, mais d'une petitesse extraordinaire.

Mais la propriété la plus remarquable de ces gouttelettes n'est pas leur structure, c'est leur motilité. Dès qu'elles sont formées, elles se mettent en mouvement dans la glycérine, tout à fait comme une *Amœba limax* ou une *Pelomyxa*. On observe un mouvement intérieur et un mouvement de translation. Le premier se manifeste sous la forme d'un courant assez vif qui traverse la goutte dans le sens d'un rayon et qui, arrivé à la surface, se divise en deux courants opposés qui se détournent l'un à droite, l'autre à gauche, parallèlement à la surface. Ces deux courants diminuent progressivement de vitesse et rentrent peu à peu dans l'intérieur de la goutte. Les plus grosses gouttelettes ont deux ou plusieurs centres de mouvements semblables. Les particules étrangères qui viennent par hasard se coller à la surface sont entraînées par ces courants. La ressemblance de ces courants avec ceux des Amibes simples est parfaite. Le mouvement de translation a lieu dans le sens du courant principal. Parfois, on voit deux gouttelettes se rapprocher dans leur mouvement, s'accoler l'une à l'autre, cheminer quelque temps ainsi, puis brusquement se fusionner. Le mouvement dure vingt-quatre, quarante-huit heures même, en s'amoindrissant progressivement et, lorsqu'il est près de s'arrêter, on peut encore lui rendre de l'activité en élevant la température.

La température *optima* pour exciter les mouvements des gouttes est entre 30 et 50 degrés centigrades, et des gouttes complètement inertes se mettent parfois en mouvement, lorsqu'on les porte à cette température. Une goutte de

grosseur moyenne, modérément comprimée, a montré à cette température de remarquables changements dans la direction des courants qui, en dix minutes, changèrent plusieurs fois de direction, ce qui donnait à la goutte une ressemblance parfaite avec une amibe.

L'addition de glycérine n'est pas une condition indispensable de la production des mouvements. Les gouttes bien réussies, lorsqu'on les examine sans pression, montrent déjà dans l'eau de faibles changements de forme; on voit tantôt dans un point, tantôt dans l'autre, une saillie peu accusée se former puis rentrer et ainsi de suite, en même temps que l'ensemble se déplace. L'opacité de la goutte ne permet pas de suivre les courants à son intérieur, mais on peut cependant s'assurer que ces saillies et les changements de forme sont dus à des courants locaux semblables à ceux que l'on observe dans les gouttes transparentes.

Si l'on examine des gouttes libres, nullement comprimées dans la glycérine, on observe ordinairement un courant semblable à ceux que nous avons décrits; mais ce courant ne détermine pas de mouvement de translation. Cela tient à ce que le courant monte dans l'axe de la goutte en suivant la verticale, arrive au pôle supérieur, descend le long de la surface vers l'équateur, puis vers le pôle inférieur en rentrant peu à peu à l'intérieur. Pour comprendre cela, il faut bien se rendre compte que ces gouttes d'émulsion étant beaucoup plus lourdes que des gouttes d'huile, s'étalent beaucoup plus sur le porte-objet.

Après les expériences de Quincke (*loc. cit.*), l'explication de ces courants n'est pas très difficile. Les vacuoles sont remplies, comme nous l'avons vu, d'une solution de savon d'abord dans l'eau, puis dans la glycérine. Si, en un point quelconque de la surface, un de ces vacuoles vient à éclater (ce qui serait presque impossible à constater avec les plus forts grossissements tant elles sont petites), aussitôt la solution de savon se répand sur la surface environnante qui est, comme on sait, formée d'une couche d'huile. Il en résulte une diminution de la tension superficielle au point correspondant, aussi se forme-t-il en ce point une petite saillie; les vacuoles voisines se déplacent pour la former, et le mouvement se propage de proche en proche jusqu'au centre. Cet afflux vers le point superficiel détermine la rupture d'une nouvelle vacuole; cette rupture reproduit les mêmes phénomènes et ainsi de suite, en sorte que le courant commencé continue tant que rien ne vient le déranger. On pourrait aussi penser que la diffusion de la solution savonneuse vers la surface suffit pour produire les courants. Comme en ce point le courant apporte toujours de nouvelles vacuoles dont le contenu n'a pas été modifié par la diffusion, il en résulte que la diffusion est plus active en ce point que partout ailleurs. La longue durée de ces courants s'explique suffisamment de l'une ou de l'autre manière.

Les effets de la chaleur s'expliquent par le fait, qu'à une température plus élevée, l'huile est plus liquide et plus mobile.

Les expériences sur l'action de l'électricité sur les courants n'ont pas donné encore de résultats bien positifs. Entre les pôles d'un courant constant, les gouttes immobiles entrent en activité, et le point où le courant apparaît à la

surface est toujours du côté du pôle négatif. Mais, comme des gouttes d'huile simple sont, dans ces mêmes conditions, le siège des courants faibles et peu durables, la question réclame de nouvelles expériences.

Comme conclusion, l'auteur déclare que, selon lui, les courants ci-dessus décrits ont une ressemblance non superficielle, mais fondamentale avec les mouvements amiboïdes du protoplasma. Ses recherches inédites sur l'*Amœba proteus* le confirment encore dans cette opinion. Mais dans le mouvement amiboïde, c'est seulement à l'extrémité des pseudopodes que la surface est liquide; partout ailleurs, le protoplasma est limité par une membrane très délicate, mais solide.

En voulant refaire lui-même ses expériences avec la même vieille huile d'olive qui lui avait précédemment servi et du carbonate de potasse, il n'a pu arriver à un résultat satisfaisant. Quand ce petit reste d'huile fut complètement épuisé, il en acheta de nouvelle, mais alors le succès fut tout à fait nul. Loin de pouvoir obtenir des courants, il ne put même pas faire une émulsion convenable. Même insuccès avec l'huile d'amande et avec l'huile de foie de morue médicinale, soit telle qu'on l'achète, soit épaissie au bain-marie.

Ainsi les huiles ne sont pas toutes convenables, et leur différence n'est pas déterminée. Les huiles anciennes, longtemps conservées, paraissent les plus convenables. L'addition d'acide oléique ou de suif à une huile rebelle paraît inutile.

Par contre, l'auteur a remarqué que l'huile de lin cuite du commerce, additionnée de carbonate de potasse, produit des émulsions convenables; mais les courants sont faibles à la température ordinaire, vraisemblablement à cause de la trop grande viscosité de cette huile. A une température plus élevée (40 à 50 degrés centigrades), les courants sont beaucoup plus marqués.

Si l'on fait un mélange à volumes égaux de cette huile de lin cuite et d'huile d'olive rebelle, on obtient un liquide beaucoup plus fluide que l'huile de lin cuite et convenable pour les expériences; les émulsions se font bien, les courants sont nets à la température ordinaire; mais rien n'a pu donner d'aussi bons résultats que cette vieille huile d'olive qui avait servi aux premières expériences de l'auteur.

Dans une note publiée au moment des dernières corrections de cette analyse, l'auteur annonce (*Verhandl. des Naturhist. Med. Vereins zu Heildelberg, N. F.*, IV, 8 juin 1889) qu'il a trouvé un moyen de rendre une huile d'olive quelconque tout à fait propre aux expériences. Il suffit de l'épaissir par un séjour de dix jour dans une étuve à 54 degrés centigrades et de l'additionner de $KOCO^2$ *humide*.

YVES DELAGE.

Le directeur : H. DE LACAZE-DUTHIERS.

Le gérant : C. REINWALD.

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

ÉTUDES

SUR

LE SANG ET LES GLANDES LYMPHATIQUES

DANS LA SÉRIE ANIMALE

(PREMIÈRE PARTIE : VERTÉBRÉS)

PAR

L. CUÉNOT

Préparateur au Laboratoire de zoologie expérimentale de la Sorbonne,
docteur ès sciences naturelles.

INTRODUCTION

J'ai entrepris ce travail à la suite d'études sur les Échinodermes, qui m'ont révélé des faits intéressants et nouveaux sur la formation des corpuscules du sang; j'ai recherché ensuite les glandes formatrices chez divers animaux et j'ai été assez heureux pour les découvrir. Remontant ainsi de proche en proche, des Invertébrés jusqu'à l'Homme, j'ai pu constater la parfaite généralité de mes recherches, ayant pour point de départ l'observation détaillée de l'anatomie des Étoiles de mer.

Les fonctions sont les mêmes, depuis le bas de l'échelle animale jusqu'au sommet; mais les appareils destinés à les accomplir sont

plus simples chez les animaux inférieurs et, par suite, se laissent plus facilement comprendre et interpréter; il est bien certain que c'est par l'étude de ces derniers que l'on arrivera à résoudre nombre de problèmes relatifs aux organismes supérieurs.

Le présent mémoire comprend surtout l'étude des éléments figurés du sang, leur formation et leur rôle chez les divers Vertébrés, ainsi que leurs rapports avec les vaisseaux qui les renferment (système lymphatique, système sanguin); j'ai complètement laissé de côté tous les faits relatifs à la composition chimique et à la coagulation du sang; j'y reviendrai d'ailleurs à la suite des études sur les Invertébrés, car c'est chez eux seulement qu'on peut trouver la solution des problèmes qui divisent les physiologistes au sujet du liquide nourricier.

La deuxième partie de ce travail, relative aux Invertébrés, est résumée dans une note préliminaire parue dans les *Archives de zoologie expérimentale* (t. V, 2e sér., 1887, Notes et Revues, p. XLII); en la comparant avec le présent mémoire, on pourra avoir un tableau assez général, quoique fort incomplet dans les détails, de la production des éléments figurés du sang et de leur rôle dans la série animale.

Avant de passer à l'exposé de mes recherches, il est nécessaire que je dise un mot de la rédaction de ce travail; j'y ai abordé les trois questions les plus controversées de la science moderne: l'origine des lymphatiques, l'évolution des globules blancs et celle des globules rouges. On trouvera peut-être que c'est beaucoup à la fois; à mon avis, ces trois questions sont inséparables; si l'on sait se dégager des questions de mots ou d'école, et se borner uniquement à l'observation consciencieuse des faits, aidée d'une technique microscopique appropriée, elles ne paraîtront pas si inabordables et si obscures; c'est ce que j'ai essayé de faire. Pour cela, j'ai eu deux guides sûrs : la morphologie et l'anatomie comparée. Quand, par suite de circonstances favorables, j'avais constaté nettement un fait chez un type quelconque, je cherchais à le reconnaître chez d'autres

Vertébrés, et presque toujours ma recherche était couronnée de succès, tant les lois d'évolution demeurent constantes dans un groupement naturel comme celui des Vertébrés; d'autre part, j'ai toujours cherché à me rendre compte du rôle des diverses dispositions anatomiques en m'éclairant par la comparaison de types successifs.

Je me suis borné dans ce travail à exposer les résultats que j'ai obtenus et mes idées personnelles; on y trouvera peu ou point d'historique, pour deux raisons : la première, c'est qu'il m'aurait fallu, et bien inutilement, tripler ou quadrupler le contenu du mémoire; d'ailleurs, ces questions sont magistralement traitées dans nombre de recueils, auxquels je renvoie [1]; la seconde, c'est que j'ai surtout cherché à être clair, à remonter à la source plutôt qu'à défendre les idées de tel ou tel savant; enfin à laisser au lecteur une impression nette, ce qui n'aurait pu être s'il avait fallu soutenir ou réfuter les nombreuses théories en cours dans la science; je n'ai parlé que de celles qui sont le plus souvent adoptées ou qui paraissent résumer le mieux l'opinion générale.

Dans les innombrables travaux publiés sur le sang, bien des faits de détail ont été découverts; je me suis trouvé forcé d'en répéter bon nombre, soit qu'ils aient été contredits, soit qu'ils n'aient pas trouvé suffisamment de créance, afin de pouvoir présenter un ensemble satisfaisant sur les globules du sang et leur évolution. Je le répète, la rédaction de ce travail diffère sensiblement de celle des mémoires de zoologie, où l'on complète seulement les données précédemment acquises à la science et acceptées sans discussion, tandis qu'à propos du sang il n'y a pour ainsi dire pas de fait, si élémentaire qu'il soit, qui ne donne lieu à des controverses plus ou moins vives. Qu'on me pardonne donc mes omissions en considération de la difficulté du sujet!

[1] *Dictionnaire de Dechambre*, 2e série, t. II, art. LEUCOCYTE; t. III, art. LYMPHATIQUE ; 3e série, t. VI, art. SANG ; *Anatomie descriptive*, de Fort, Paris, 1887, 3 vol.; *Nouveaux éléments de physiologie humaine*, de Beaunis, etc., etc.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LE SANG.

Le sang, que Bordeu appelait *chair coulante* et Claude Bernard *milieu intérieur,* mérite également ces deux noms; le premier rappelle que le sang est le véritable fluide nourricier; qu'il reçoit les produits de la digestion pour les transmettre aux cellules sous une forme assimilable; le second fait allusion à la fonction respiratoire et excrétrice du sang, qui reçoit les excreta cellulaires, tant gazeux que solides, pour les transmettre au milieu extérieur; il se débarrasse des produits gazeux (acide carbonique) par la respiration (en rapportant en échange de l'oxygène), et des produits solides en filtrant à travers les organes excréteurs (reins).

Si le trajet des excreta cellulaires est purement passif, s'opérant par simple dissolution dans le liquide sanguin, il n'en est pas de même des deux autres fonctions, assimilation des produits de la digestion et absorption de l'oxygène, qui sont dévolues à des organites spéciaux, nettement différenciés chez les Vertébrés et flottant dans le liquide sanguin; les uns, connus sous le nom de *corpuscules blancs* ou leucocytes, et caractérisés par leurs mouvements amiboïdes, contiennent un ferment[1], le *ferment albuminogène,* qui transforme les peptones de la digestion en albumine du sérum; les autres, les *corpuscules rouges* ou hématies, contiennent un albuminoïde spécial, l'*hémoglobine,* qui se combine à l'oxygène en proportion déterminée pour aller ensuite le perdre au contact des tissus.

La fonction respiratoire des globules rouges est connue depuis longtemps dans ses moindres détails; mais il n'en est pas de même de la fonction assimilatrice des globules blancs. Je vais donner quelques explications à ce sujet.

Les peptones, immédiatement après leur absorption dans le tube digestif, se transforment en albumine ordinaire, car ni dans le sang

[1] Il est bien entendu que je prends le mot *ferment* dans le sens d'un ferment non organisé, au même titre que la pepsine, la diastase ou la trypsine.

ni dans le chyle on ne trouve de corps analogues aux peptones en quantité correspondant à la quantité absorbée (*Nouveaux Éléments de physiologie humaine* de Beaunis, t. I, p. 751). Donc leur transformation commence dès leur absorption, c'est-à-dire dès leur arrivée dans le sang ou le chyle.

Si l'albumine a besoin d'un ferment (suc gastrique ou pancréatique) pour se transformer en peptone dialysable, il faut également un autre ferment pour retransformer cette peptone en albumine du sérum.

Cela étant posé, c'est bien aux globules blancs qu'il faut attribuer cette transformation; en effet, Albertoni [1] a montré qu'en injectant des peptones dans le sang du chien (15 centigrammes par kilogramme d'animal), on le rend incoagulable à la sortie des vaisseaux; ce phénomène étant d'autant moins sensible qu'il y a plus de globules blancs dans le sang. Normalement le chyle, peu coagulable à l'origine des vaisseaux chylifères, le devient davantage après avoir traversé les ganglions mésentériques et plus encore dans le canal thoracique (Robin). C'est également l'opinion d'Hofmeister [2].

Dans toutes les coupes des organes formateurs de globules blancs (thymus, thyroïde, ganglions lymphatiques, follicules clos, rate), on voit des coagulums d'albumine, alors que les vaisseaux environnants en contiennent beaucoup moins. Cela est surtout très net dans la thyroïde, dont les vésicules renferment une albumine tellement concentrée qu'on la désigne souvent par le terme de *matière colloïde*.

On peut remarquer aussi que les organes producteurs de globules blancs sont (au moins les plus importants parmi ceux-ci) tous à proximité du tube digestif : les follicules clos dans son épaisseur même, les ganglions lymphatiques sur le péritoine, de façon à être traversés par les liquides provenant de l'absorption intestinale. C'est une relation qui reste constante chez tous les Vertébrés.

[1] Albertoni, *Ueber die Peptone* (*Centralblatt für die Med. Wiss.*, n° 32, 1880).

[2] Hofmeister, *Ueber das Schicksal des Peptons im Blute* (*Zeitsch. f. phys. Chemie*, t. V, p. 127).

La fonction assimilatrice étant ainsi dévolue aux globules blancs, il est naturel de lui donner comme cause effective les granules qu'ils contiennent. La présence de ceux-ci, avec les mêmes caractères chez tous les animaux, depuis l'Échinoderme jusqu'à l'Homme, leur relation constante avec les organes digestifs et le sang qui les baigne, m'ont amené à leur attribuer la signification d'un ferment albuminogène, que toutes les expériences ont ensuite confirmé.

Nous verrons dans l'étude des éléments figurés du sang que le globule blanc n'a d'autre raison d'exister que comme véhicule du ferment, et qu'il disparaît dès que celui-ci est usé.

Les éléments figurés du sang se trouvent, chez les Vertébrés, dans deux appareils vasculaires, les vaisseaux sanguins et les lymphatiques, ainsi que dans la cavité générale et ses dépendances (sacs lymphatiques). Le premier appareil est en rapport direct avec une seule glande formatrice, la rate. C'est le deuxième qui fournit le plus grand nombre d'éléments, avec les follicules clos, les ganglions lymphatiques, les thymus et la thyroïde. Quant à la cavité générale, les éléments qu'elle contient proviennent des vaisseaux sanguins et lymphatiques, dont ils se sont échappés par diapédèse.

Avant d'étudier en eux-mêmes les corpuscules sanguins, il convient de définir les appareils dans lesquels ils sont renfermés ; les vaisseaux sanguins et leurs connexions avec les tissus sont connus depuis longtemps dans leurs plus intimes détails, mais il n'en est pas de même pour les lymphatiques.

ORIGINE DES LYMPHATIQUES.

Il n'est pas de question dans la science qui ait soulevé plus de discussions que l'origine des lymphatiques, et il faut le dire, la polémique a porté beaucoup plus sur des mots et sur des hypothèses que sur des faits bien observés.

On peut dire qu'actuellement il y a trois opinions bien tranchées au sujet de l'origine des lymphatiques. La première fait commencer

les lymphatiques par des réseaux fermés à leur origine (Belajeff, Dybkousky, Robin, Cohnheim, etc.).

La deuxième, représentée surtout par M. Sappey, admet que les réseaux d'origine communiquent par des canaux très fins avec les capillaires sanguins. M. Sappey admet en outre des lacunes et des capillicules précédant les réseaux. J'examinerai plus loin la valeur de ces formations.

La troisième, celle de l'école allemande, la plus généralement adoptée, fait du tissu conjonctif le point de départ des réseaux lymphatiques, ceux-ci dépendant soit des corpuscules conjonctifs étoilés (Virchow, Brücke, Bowmann, Leydig, Chzonszczewsky, etc.), soit d'un réseau de canalicules (fibres lamineuses à sucs plasmatiques de Recklinghausen et de Schweigger-Seidel).

Aucune de ces opinions ne me paraît renfermer la vérité entière. Je vais apporter à l'appui de mon dire deux séries de preuves : les unes directes, résultant de l'observation ; les autres indirectes, montrant les erreurs d'interprétation qui ont conduit aux théories précédentes. A mon avis, les lymphatiques ont deux origines différentes :

1° Ils naissent par des réseaux très fins, homologues aux capillaires sanguins et limités par une mince membrane endothéliale dont on peut déceler les cellules par le nitrate d'argent ; on trouve ce mode d'origine très bien caractérisé dans la thyroïde, l'intestin (villosités) et d'autres organes, dans les lymphatiques de la queue des poissons, des têtards, dans la peau, etc., etc.

2° Ils naissent dans certaines glandes lymphatiques par un réseau varié de forme, qui s'ouvre dans les interstices des cellules de ces glandes, ou plus exactement ce sont les interstices cellulaires qui se régularisent peu à peu, se munissent d'une paroi endothéliale et finissent par former à la périphérie de la glande des capillaires lymphatiques bien limités. On trouve ce deuxième mode d'origine dans le thymus, la rate, les follicules clos, isolés ou agminés (plaques de Peyer).

Dans aucun cas, les lymphatiques n'ont de connexion avec les cellules conjonctives ou les capillaires sanguins.

Premier mode d'origine des lymphatiques par réseaux clos. A. 1. J'ai pu observer avec une évidence absolue les réseaux d'origine dans la queue de jeunes poissons appartenant à l'espèce *Carassius auratus*. Sur des jeunes de 5 à 6 millimètres, vivants, les lymphatiques sont injectés naturellement par de petits granules jaunes, réfringents, qui les remplissent complètement ; leurs arborisations sont donc faciles à distinguer au milieu du tissu conjonctif et des capillaires sanguins remplis d'hématies. Ces poissons présentent pour ainsi dire un schéma de 'origine des lymphatiques, montrant avec la plus grande évidence la séparation de ceux-ci et du tissu conjonctif.

Voici comment on fait l'observation : on met l'embryon sur une lame de verre avec une goutte d'eau ; le simple poids d'une lamelle couvre-objet suffit pour fixer l'animal sans l'écraser, la circulation du sang continuant pendant longtemps ; on cherche avec un objectif faible les lymphatiques, qui apparaissent sous forme d'arborisations jaunes, très abondantes et excessivement touffues ; à la queue, ces arborisations se séparent, se placent sur un plan horizontal unique et si mince qu'on peut facilement les observer avec un objectif à immersion.

A la base de la queue, on voit donc une arborisation lymphatique au milieu du tissu conjonctif et cartilagineux (pl. I, fig. 1), absolument remplie de petits granules jaunes, réfringents, et limitée par une mince membrane endothéliale ; cette arborisation se termine de toutes parts par des extrémités en cæcum, arrondies. Il n'y a donc pas le moindre doute, l'origine lymphatique est absolument indépendante et du tissu conjonctif et des capillaires sanguins, puisque la ligne de démarcation des cæcums d'origine est très marquée et qu'on ne trouve pas le moindre granule jaune en dehors de ceux-ci. Les branches cæcales se réunissent les unes aux autres, de façon à former des troncs très fréquemment unis en réseau.

Bien qu'avec plus de peine, en raison de la complication des

réseaux, on peut observer ce mode d'origine dans tous les lymphatiques périphériques du jeune poisson. Il est probable que d'autres embryons doivent présenter une facilité analogue à l'observation; mais le *Carassius auratus*, d'ailleurs si facile à élever et à se procurer, montre avec une telle évidence ce fait si discuté de l'origine des lymphatiques qu'il est presque superflu de tenter d'autres démonstrations.

D'où proviennent les granules jaunes qui remplissent ces vaisseaux? Ils ne peuvent évidemment se former que sur place. Quant à leur nature, je les crois identiques aux granules de ferment albuminogène que l'on trouve dans les globules blancs ordinaires; il faudrait reprendre cette étude et la généraliser pour permettre l'affirmation.

Dans la figure 1, planche I, on voit un réseau montrant nettement plusieurs cæcums d'origine; la figure 2 montre une de ces extrémités cæcales fortement grossie, à paroi très nette, complètement distincte du tissu conjonctif environnant.

2. Dans la thyroïde, on observe le même mode d'origine, mais là j'ai pu injecter le réseau au nitrate d'argent et imprégner nettement l'endothélium; le réseau est à mailles larges et irrégulières (pl. II, fig. 5), dont la forme est celle des intervalles laissés entre les vésicules thyroïdes. Je renvoie d'ailleurs à l'étude du corps thyroïde pour des détails précis et circonstanciés sur la disposition des lymphatiques.

3. Dans l'intestin grêle du Surmulot et du Hérisson, on peut observer très facilement, tout à fait à la surface interne, un réseau lymphatique, à mailles serrées, semblable à celui qui est représenté pl. III, fig. 3, *l*, et qui couvre des espaces considérables; les canaux ont des dimensions peu variables, environ 40 à 50 μ, et par places se réunissent pour former des troncs d'un calibre plus considérable. Ce réseau intestinal est évidemment le réseau d'origine des lymphatiques de cette région; or, par des colorations appropriées et à des grossissements suffisants, on décèle facilement les noyaux endothé-

liaux; il est très évident qu'il n'y a aucune connexion entre le réseau et le tissu conjonctif. D'autre part, les parois limitantes sont fort nettes, et ne donnent naissance à aucune formation d'un calibre plus petit. Les fixations à l'acide osmique, puis la coloration au picrocarmin montrent que c'est bien là le terme ultime des lymphatiques, leur point d'origine en un mot.

Belajeff, Robin, Teichmann, Sappey [1] ont signalé bien d'autres réseaux d'origine dans toutes les parties du corps et dans les mêmes conditions de simplicité, soit qu'ils les aient injectés au nitrate d'argent (Belajeff, Robin), soit qu'ils les aient décelés par divers réactifs, et toujours ces réseaux se terminent par des parois propres, endothéliales et n'ayant nul rapport avec les cellules conjonctives. Le mode d'origine en réseaux clos ne me semble donc pas douteux.

En somme, je puis montrer d'une façon nette et appréciable l'origine des lymphatiques dans trois cas très différents où le doute n'est pas possible ; ils n'ont aucune connexion avec le tissu conjonctif ni avec ses cavités, ni avec ses cellules. Examinons maintenant les arguments de la théorie que je combats en ce moment.

B. 1. Kölliker y avait apporté un appoint considérable par l'étude du développement des lymphatiques, où il avait cru démontrer que ceux-ci étaient formés de cellules conjonctives réunies bout à bout et confondant leur cavité. Mais ce résultat a été reconnu faux par M. Rouget [2], qui, dans un beau travail sur le développement des capillaires sanguins et des réseaux lymphatiques, a montré d'une façon certaine que ces deux ordres de vaisseaux naissaient absolument de la même façon, en se creusant à l'intérieur de filaments protoplasmiques, émis par des cellules spéciales (cellules à vacuoles, Rouget) et que les cellules conjonctives ne prenaient aucune part à leur formation.

[1] M. Sappey représente dans son grand ouvrage sur les lymphatiques des réseaux clos parfaitement nets et correspondant à la description précédente (pl. I, fig. XX, et pl. XVII).

[2] Ch. Rouget, *Mémoire sur les capillaires sanguins et lymphatiques* (*Arch. de physiologie* de Brown-Séquard, 1873, t. V).

2. Si l'on admettait que le système lymphatique est invariablement lié au tissu conjonctif, s'il en était pour ainsi dire une dépendance, une continuation, comment expliquer ce fait que les parties conjonctivo-cellulaires du corps humain sont entièrement dépourvues de lymphatiques, alors qu'il existe dans leur épaisseur de nombreuses cellules étoilées (Sappey)? Mais, si l'on admet, comme tous les faits physiologiques l'enseignent, que le système lymphatique est un appareil vasculaire destiné à ramener le sérum épanché en dehors des capillaires sanguins, on comprendra facilement que les réseaux lymphatiques se montrent toujours superposés à ces derniers, et qu'il n'en existe pas dans le tissu cellulaire, où ne se ramifient ni veines ni artères. Les organes les plus riches ou les plus pauvres en vaisseaux sanguins sont aussi riches ou pauvres en lymphatiques ; le système des capillaires et des veines est constamment superposé au système lymphatique et comme quantité et comme distribution.

Enfin si l'on admettait, comme l'école allemande, que la cellule étoilée conjonctive est l'origine des lymphatiques, on devrait retrouver chez les Invertébrés où existent ces cellules au moins des traces de ceux-ci, ce qui n'est pas.

3. M. Sappey, dont on connaît les magnifiques travaux sur le sujet qui nous occupe, admet que les lymphatiques sont réunis aux capillaires sanguins par des canaux très fins (1 μ) laissant passer les liquides, mais non point les éléments figurés du sang. Quelque grande que soit mon admiration pour les recherches de M. Sappey, il m'est impossible d'accepter cette théorie ; l'observation du *Carassius auratus* montre *a priori* qu'il n'en est rien, puisqu'on voit parfaitement la netteté et la continuité des parois du réseau lymphatique, et leur complète indépendance des capillaires.

Pour soutenir son opinion, M. Sappey se base d'abord sur les injections : après avoir injecté du picrocarmin dans les artères, il a vu que l'origine des lymphatiques en était imprégnée ; ce qui aurait été étonnant, c'est qu'il en fût autrement : le picrocarmin

marque la route suivie par le sérum sorti des capillaires, il gagne les intervalles du tissu conjonctif; puis, étant donnée sa diffusibilité très considérable, le réseau lymphatique le reprend par endosmose, comme il reprend le sérum sur le vivant; la même chose se produit dans les injections de gélatine. M. Sappey condamne lui-même son opinion quelques lignes plus loin, en avouant que les injections de matières impalpables en suspension (telles que chromate et carbonate de plomb avec gomme et gélatine) ne sortaient pas des vaisseaux sanguins et ne gagnaient pas les lymphatiques, tandis que la gomme et la gélatine pénétraient ces derniers par voie de transsudation. Si ténus que soient les canaux de communication, ils devraient laisser passer des particules aussi fines que celles des précipités précédents.

M. Sappey rapporte deux observations pathologiques où il a observé des hématies dans les lymphatiques d'origine; il admet que les fins canaux de communication se sont assez élargis pour laisser passer les hématies; il est bien plus raisonnable d'admettre qu'il s'est fait une communication locale et accidentelle entre un foyer hémorragique ou un capillaire d'une part, et le réseau d'origine d'autre part.

Chez les Poissons, M. Sappey déclare que la communication des capillaires veineux et des vaisseaux lymphatiques est démontrée par la présence très fréquente d'hématies dans les premiers radicules de ceux-ci, et par l'injection simultanée des vaisseaux lymphatiques et veineux. La présence des hématies ne prouve rien, car il me paraît bien difficile de préparer un réseau lymphatique absolument intact, tel qu'aucune hématie ne puisse y pénétrer; d'ailleurs la diapédèse des globules rouges peut expliquer bien des faits, surtout chez des animaux retirés de leur milieu naturel; chez les Grenouilles, j'ai vu souvent, après M. Ranvier, des hématies traverser la paroi des vaisseaux pour passer dans les lymphatiques périartériels; c'est là une diapédèse qui s'opère seulement dans des conditions anormales, comme celles où sont placés des Batraciens et

des Poissons retirés de l'eau et exposés soit à l'air, soit à l'action de divers réactifs. Tous ceux qui ont pu observer des lymphatiques sur des poissons vivants sans rien blesser (Wharton Jones, *On the caudal heart of the Eel*, Phil. Trans., 1868, p. 675), comme je l'ai fait sur le jeune de *Carassius auratus,* ont parfaitement vu qu'il n'y a aucune hématie dans les radicules lymphatiques. Quant aux injections, elles ne me paraissent pas plus probantes que pour l'homme; les mêmes observations leur sont applicables.

D'ailleurs on peut se demander à quoi serviraient ces canaux de communication si réduits; le réseau lymphatique reprend par endosmose le sérum épanché, et c'est là son seul rôle; qu'aurait-il besoin de sérum venant directement du vaisseau sanguin?

En outre de ces canaux si ténus, faisant communiquer les capillaires sanguins et les réseaux lymphatiques, M. Sappey décrit aussi pour ces derniers une origine compliquée: entre les réseaux on verrait de petits espaces étoilés dont les branches rayonnantes se jetteraient dans ceux-ci; je ne doute pas que M. Sappey ait bien vu, mais il a été induit en erreur par ses procédés d'étude; dans des recherches aussi délicates, on ne doit faire agir aucun réactif que lorsqu'on connaît bien son mode d'action; or M. Sappey emploie l'acide arsénieux, l'acide chlorhydrique, la macération poussée jusqu'à ce que l'épiderme se détache naturellement du derme, et que les réseaux lymphatiques soient remplis de bactéries ou de cellules végétales; on conçoit que les préparations obtenues par ce procédé ne doivent guère reproduire l'aspect véritable; il est probable que les *lacunes* et *capillicules* de M. Sappey (espaces étoilés) ne sont que des cellules et fibres conjonctives remplies des mêmes bactéries que les réseaux lymphatiques adjacents et paraissant par suite en former la véritable origine.

Chez les Poissons, M. Sappey dit de même que les réseaux lymphatiques sont en communication avec des cellules étoilées, bien qu'il ne les figure nulle part; quant aux réactifs employés, ils ne sont pas non plus à l'abri de tout reproche; ce sont un mélange

d'acide chlorhydrique et d'acide chromique, une solution de chlorure de sodium, ou encore la liqueur de Müller additionnée d'acide acétique. Il est très vrai que ces réactifs rendent les lymphatiques apparents, mais on ne peut guère avoir confiance en eux pour les fines investigations histologiques.

En employant des procédés plus rigoureux, la fixation à l'acide osmique, les colorations et les coupes, j'ai pu constater avec certitude dans l'intestin de divers Mammifères, aux environs des plaques de Peyer (pl. III, fig. 3) que les réseaux d'origine (*troncules* et *lacs* de M. Sappey) ne communiquaient nullement avec des espaces étoilés ; la thyroïde fournit le même résultat, et enfin l'observation du *Carassius auratus* montre à n'en pas douter que les réseaux d'origine sont bien comme je les ai décrits et pas autrement.

Ce premier mode d'origine des lymphatiques, à savoir par des réseaux qu'on peut appeler *capillaires lymphatiques*, homologues des capillaires sanguins, limités comme eux par un endothélium continu, me semble donc irréfutable; il a été constaté sur le vivant, puis par des injections de nitrate d'argent et des coupes, enfin par l'étude du développement (Rouget, Robin). Les procédés d'étude connus fournissant le même résultat et les arguments opposés étant réfutés, cette manière de voir me semble avoir beaucoup de preuves en sa faveur.

Deuxième mode d'origine des lymphatiques par réseaux ouverts. — Un grand nombre de lymphatiques naissent d'une façon tout à fait différente, qui est en rapport avec leurs fonctions ; les lymphatiques chargés d'apporter les éléments figurés à l'appareil circulatoire naissent par des *branches ouvertes* dans les interstices cellulaires des glandes lymphatiques ; on rencontre ce mode d'origine seulement dans les follicules clos, intestinaux et autres, les plaques de Peyer et le thymus, qui n'est lui-même qu'un gigantesque follicule clos. On voit naître de la périphérie de ces glandes des canaux lymphatiques plus ou moins volumineux (pl. III, fig. 3) limités par un

endothélium ; ces canaux plongent dans la glande, se ramifient et là s'ouvrent à plein canal entre les interstices cellulaires.

Comme les glandes lymphatiques ne sont que des amas locaux de noyaux conjonctifs, limités il est vrai par une membrane fibreuse, mais qui virtuellement sont en continuation avec les cavités conjonctives environnantes, on pourrait dire à la rigueur que le système lymphatique n'est que le prolongement des interstices conjonctifs qui peu à peu s'endiguent, deviennent plus réguliers et finissent par constituer des vaisseaux ; sans doute ce serait vrai dans le cas précédent, mais cela n'a aucune portée morphologique ; d'abord ce n'est qu'un mode d'origine accidentel pour les lymphatiques, en rapport avec la fonction spéciale de ceux-ci, comme nous l'avons vu précédemment ; il ne serait pas plus raisonnable de soutenir cette théorie pour les lymphatiques qu'il ne le serait pour l'appareil circulatoire, qui offre précisément le même mode d'origine dans la rate, en rapport avec la même fonction (pl. IV, fig. 11 et 12) ; en effet, comme on l'a démontré depuis longtemps, les capillaires veineux et artériels s'ouvrent à plein canal dans la rate et sont par conséquent continus avec les interstices cellulaires de cette glande, comme les lymphatiques le sont avec les lacunes du thymus et des follicules clos. Ce mode d'origine spécial est donc en rapport avec la fonction de ces glandes, qui produisent les éléments figurés du sang et de la lymphe, et n'a pas la signification morphologique qu'on pourrait lui attribuer.

ÉLÉMENTS FIGURÉS DU SANG ET DE LA LYMPHE.

Nomenclature. — Maintenant que nous connaissons bien les rapports des systèmes vasculaires, il convient d'examiner leur contenu. Parmi ce contenu, les seules parties qui nous occupent en ce moment sont les éléments figurés.

Chez les Vertébrés et un petit nombre d'Invertébrés (Sipunculides, Ascidies), il y en a deux espèces : globules blancs ou leucocytes,

globules rouges ou hématies. Je ne m'occuperai maintenant de ces éléments que chez les Vertébrés.

Le globule blanc, caractérisé par ses mouvements amiboïdes, a reçu les noms les plus variés, entre autres celui de leucocyte (Robin), terme assez généralement adopté; il est cependant mauvais à certains points de vue. D'abord Robin n'appliquait ce terme qu'au corpuscule amiboïde arrivé à la fin de son évolution; il n'en connaissait pas la forme adulte et mûre ; ensuite, les corpuscules blancs ne sont pas blancs ; ils sont même parfois très colorés, en jaune chez tous les Échinodermes et les Vers, en brun chez les Térébelles, parfois en violet chez un Stelléride, la *Cribella oculata*, etc., etc.; chez les Vertébrés, il n'est pas possible de dire que la forme adulte soit blanche ; enfin, ce nom ne rappelle pas le caractère vraiment typique de cet élément figuré, caractère qui le différencie nettement et au premier abord de l'hématie, c'est-à-dire ses mouvements amiboïdes, que l'on trouve depuis l'Echinoderme jusqu'à l'Homme. Ce nom de leucocyte doit donc être abandonné ; je propose de le remplacer par celui d'*amibocyte*, qui rappelle le trait constant de cet élément figuré ; l'emploi de ce néologisme aura encore l'avantage de supprimer toute la confusion causée par le mot leucocyte qui a été appliqué à la fois à des éléments embryonnaires et à d'autres en voie de régression.

Quant au nom d'hématie, je le conserverai, car il ne consacre aucune erreur et ne cause aucune confusion; la caractéristique de cet élément figuré, qu'on peut opposer nettement à celle de l'amibocyte, est d'être vésiculaire et absolument dépourvu de mouvements amiboïdes.

AMIBOCYTE (GLOBULE BLANC, LEUCOCYTE).

Structure de l'amibocyte. — Quand on examine du sang humain frais, à un fort grossissement (oc. 3, obj. 9 imm. Nachet), on découvre facilement au milieu des hématies les amibocytes reconnaissables à leur réfringence spéciale; les plus gros et les plus brillants

sont les globules mûrs et adultes ; ce sont donc ceux-là seuls qui méritent en ce moment notre attention.

Ces amibocytes (pl. I, fig. 4) ont une forme assez variable, à peu près sphérique ; ils mesurent de 8 à 10 μ ; on voit de petits granules excessivement fins, très réfringents, qui en couvrent une partie en laissant souvent de un à trois espaces clairs ; ces espaces clairs sont le noyau, et les granules réfringents forment le contenu de l'amibocyte, contenu que je désignerai sous le nom de *ferment albuminogène*, terme dont j'ai déjà donné l'explication dans les considérations générales ; on voit aussi les changements de forme, peu rapides, qui caractérisent cet élément.

Pour en apprendre plus long, il faut avoir recours aux réactifs. Avant de poursuivre j'ouvre une parenthèse ; dans l'étude des éléments du sang, il est de la plus haute importance de se méfier extrêmement des réactifs ; les globules sont très délicats, et se modifient beaucoup sous l'action des agents étrangers ; bien des théories sur l'origine du sang n'ont pour cause que l'emploi irréfléchi des matières même les plus usitées en histologie ; je montrerai plus loin que l'opinion généralement adoptée sur le développement des hématies n'est nullement justifiée par l'étude du vivant, et que c'est simplement l'action du picrocarmin et de l'acide osmique qui a été mal interprétée. Ce n'est pas pour rejeter l'emploi des réactifs, mais avant de s'en servir il convient d'examiner avec précision leur mode d'action ; ils serviront alors de moyens de vérification précieux des études faites sur le sang frais. Pour cela, il y a un moyen bien simple : on examine du sang frais à un fort grossissement et quand on a trouvé un élément bien isolé, on le dessine et on le mesure exactement ; puis on fait arriver sous la lamelle le réactif jusqu'à l'élément examiné, de façon que celui-ci ne quitte pas le champ du microscope, ce qui n'est pas très difficile à obtenir, vu l'adhérence des amibocytes ; on voit alors les diverses modifications qu'il éprouve sous l'action du réactif. Voici quelques-uns des résultats obtenus par cette méthode : l'acide osmique à 1 pour 100 laisse les éléments

absolument intacts, en accentuant toutefois leurs contours; le picrocarmin seul ou le picrocarmin après l'acide osmique, *gonfle le noyau* d'une façon très sensible; on voit en un instant le noyau se colorer, s'éclaircir et se gonfler parfois du simple au double; le gonflement du noyau s'arrête lorsqu'on ajoute de la glycérine. En somme, l'acide osmique, le picrocarmin, puis la glycérine, constituent encore les seuls réactifs auxquels on puisse accorder quelque confiance, pourvu qu'on soit prévenu du gonflement du noyau, qu'il est bien difficile d'éviter pour la plupart des éléments; les granules réfringents des amibocytes deviennent plus apparents et se colorent légèrement en jaune.

La glycérine seule, l'eau, l'acide acétique, le sulfate de rosaniline (Ranvier), la cochenille dissoute dans l'alcool faible, la fuchsine, etc., *rétractent le noyau* d'une façon considérable et font disparaître les granules réfringents. Quand on emploie les trois derniers réactifs, le noyau rétracté est fortement coloré en rouge vineux.

En résumé, le noyau est fortement osmotique pour le carmin, qu'il absorbe en se gonflant, tandis que les réactifs qui contiennent une petite quantité d'eau attirent à eux les parties solubles du noyau qui se rétracte.

Maintenant que nous avons précisé l'action des substances usitées en histologie, nous pouvons maintenant examiner la constitution intime de l'amibocyte. Il comprend un noyau, un protoplasma très réduit, et un contenu formé par les granules de ferment.

1. Quelques auteurs ont cru devoir nier le noyau (Robin); c'est une grosse erreur; rien n'est plus facile à voir que le noyau d'un amibocyte; ainsi dans la figure 4, planche I, toutes les parties qui ne sont pas formées de fins granules appartiennent au noyau, qui est par conséquent assez volumineux; la plupart des auteurs qui l'admettent, le décrivent comme formé de deux, trois ou quatre petits noyaux accolés; en effet, dans la figure 4, on pourrait penser que le noyau est formé de deux ou trois lobes; si l'on fait agir l'acide osmique, le carmin et la glycérine, l'amibocyte se colore en

masse ; si on le fait rouler ensuite dans le liquide, on voit facilement que le noyau est unique ; d'un côté il paraît divisé, grâce aux bandes granuleuses qui le recouvrent, mais sur l'autre face il est parfaitement entier. Après avoir employé le picrocarmin, qui atténue les saillies du noyau en gonflant celui-ci, employons la fuchsine qui les accentuera en rétractant le noyau ; nous constaterons la même unité (pl. I, fig. 3); le noyau est formé d'une masse lobée, plus ou moins irrégulière et dont toutes les parties sont parfaitement continues entre elles. Enfin, dans les vieux amibocytes, quand les granules ont disparu, on voit parfaitement un noyau arrondi, absolument unique.

Tandis que chez l'Homme le noyau est simplement lobé et peu profondément, il est véritablement contourné chez d'autres Vertébrés, les Batraciens par exemple (pl. I, fig. 10) ; on peut le voir facilement sur le vivant ; il obéit à tous les mouvements du protoplasma en le suivant dans tous ses changements de forme ; comme M. Ranvier l'a signalé, chez les Batraciens, le noyau semble être vésiculaire, car il a un double contour ; mais ce n'est qu'une apparence, car les réactifs le colorent d'une façon tout à fait homogène : on voit à l'intérieur quelques lignes ou saillies peu accusées. Si, chez un Triton ou une Grenouille, nous employons successivement le carmin osmiqué et la fuchsine, nous constatons les mêmes faits que chez l'Homme ; le premier réactif rendra le noyau sphérique ou ovoïde en le gonflant ; le second le montrera encore plus contourné qu'il n'est en réalité en le rétractant. Enfin, chez quelques Vertébrés (*Leuciscus*, Lézard, Couleuvre, Pigeon, Moineau), le noyau de l'amibocyte n'est pas lobé et a une forme à peu près sphérique.

Sur le vivant (Batraciens) et après l'action de quelques réactifs (acide acétique), on pourrait croire qu'il y a deux ou trois noyaux séparés dans chaque cellule ; c'est une erreur d'optique ; on ne voit que les saillies qui, se présentant sous une plus grande épaisseur, sont plus réfringentes, ont des contours nets et semblent former des nodules séparés ; mais si l'on fait varier très doucement la vis micro-

métrique, ou même plus simplement si l'on suit l'amibocyte dans ses mouvements, on voit facilement qu'il n'y a qu'un seul et même noyau ; enfin l'emploi des réactifs colorants lève tous les doutes.

Quant à la constitution du nucléus, elle est très simple; il paraît parfois constitué par une masse homogène, se colorant fortement; parfois aussi le picrocarmin fait apparaître un ou plusieurs nucléoles (pl. I, fig. 6); mais je crois que le rôle des nucléoles est encore fort mal déterminé et qu'ils n'ont aucune valeur morphologique; en effet, à côté d'amibocytes à nucléole très net (Grenouille, Epinoche, Couleuvre, Lézard), on voit chez le même individu d'autres qui en sont absolument dépourvus ou qui présentent à la place deux, trois ou quatre fines granulations. Le nucléole, irrégulier dans sa forme et sa distribution, est toujours une masse de protoplasma plus condensé que celui du noyau et joue probablement un rôle dans la nutrition de celui-ci, la constitution du noyau variant sensiblement des individus anémiés aux bien portants (1).

Le noyau peut fournir un indice de grande valeur pour déceler les glandes lymphatiques; chez un animal donné, les noyaux cellulaires de divers organes ne sont pas semblables; ainsi le noyau d'une cellule pancréatique sera différent du noyau d'un amibocyte, par exemple; on peut constater, par deux préparations comparatives, que les cellules des glandes lymphatiques présentent toujours, chez tous les animaux, un noyau identique (comme taille et comme nucléoles) au noyau des amibocytes; c'est là une preuve indirecte dont la valeur est considérable; elle m'a souvent été d'un grand secours, surtout chez divers Invertébrés, pour rechercher les glandes lymphatiques dans des organismes où elles sont absolument inconnues.

[1] Je rappellerai que MM. Strassburger et Guignard, dans leurs belles études sur les cellules végétales, considèrent également le nucléole comme une réserve nutritive. M. Guignard dit (p. 361): « Le fait qu'il (le nucléole) se sépare du filament dès que le noyau possédant toutes ses parties constitutives arrive à l'état de repos, pour être repris par lui aux premiers stades de la division, permet de le considérer, avec M. Strassburger, comme une sorte de réserve. » (*Nouvelles recherches sur le noyau cellulaire et les phénomènes de la division communs aux végétaux et aux animaux,* in *Ann. Sc. Nat.*, t. XX, 1885, p. 310.) C'est aussi l'opinion de M. Carnoy.

2. Le protoplasma de l'amibocyte est très réduit, surtout chez l'Homme; c'est lui qui émet les pseudopodes caractéristiques de cet élément figuré; en général, les cellules mûres ne sont que peu actives; c'est surtout sur leur déclin qu'elles deviennent très amiboïdes, comme on le constate bien chez les Batraciens (pl. I, fig. 11). Le protoplasma émet tantôt des pseudopodes très fins (pl. I, fig. 11), tantôt de grosses expansions lobées qui rampent sur les parties environnantes et dans lesquelles roulent les granules de ferment (pl. I, fig. 9).

Le protoplasma est surtout fort net dans les amibocytes âgés, très amiboïdes qui ont perdu leurs granules; il est alors très clair et d'une réfringence spéciale, qui lui donne une teinte verdâtre, qu'il faut avoir vu pour s'en rendre compte, et qui marque bien la fin de l'existence de l'amibocyte; le noyau est alors apparent (pl. I, fig. 11).

3. Le protoplasma renferme des produits variés, formés dans son jeune âge, ou résultant de transformations ultérieures; ce sont le ferment albuminogène, de la graisse et parfois du pigment.

Le ferment albuminogène est le contenu obligé et constant des corpuscules amiboïdes; si on le trouve parfois lorsque ceux-ci n'existent pas (larve de *Chironomus plumosus*, Hirudinées), jamais on ne trouve d'amibocyte sans ferment; sitôt que les granules sont usés, l'amibocyte disparaît peu après dans le liquide ambiant.

Comme je l'ai dit précédemment, le ferment albuminogène se présente sous la forme de petits granules très réfringents; il devient plus accusé encore après l'action du carmin osmiqué, qui lui donne une légère teinte jaune et rend sa réfringence encore plus considérable. Chez l'Homme et le Surmulot, les granules sont très fins (pl. I, fig. 4 et 6); chez le Chien, ils sont beaucoup plus gros (pl. I, fig. 5), ainsi que chez les Vertébrés ovipares (Oiseaux, Reptiles, Batraciens, Poissons); le type où on les voit le plus facilement est le *Triton vulgaris* (pl. I, fig. 9 et 10). Les granules ont une légère teinte verdâtre, qui est due à leur réfringence; quand l'amibocyte se déplace.

on voit, surtout chez les Batraciens, les granules suivre le mouvement du protoplasma et rouler les uns sur les autres.

On voit fréquemment des globules graisseux à l'intérieur des amibocytes, ce qui montre que ceux-ci sont le siège d'importantes transformations; à la vérité, on n'en trouve point constamment chez tous les animaux; j'en ai rencontré assez souvent chez divers Batraciens, les Ascidies, un Mollusque nu (*Doris tuberculata*); de même chez certaines Hirudinées (genre *Glossiphonia*), des cellules graisseuses sont mêlées aux cellules à ferment albuminogène. Tantôt il n'y a qu'une grosse goutte de graisse (*Triton*, pl. I, fig. 8), tantôt un amas de petites gouttes séparées qui n'arrivent pas à se réunir en une seule.

Chez les Batraciens, où on en rencontre dans presque tous les examens du sang, on peut observer que la graisse apparaît lorsque le ferment n'existe plus, uo est du moins sur le point de se dissoudre complètement; il n'y a pas coexistence du ferment et de la graisse dans le même amibocyte, ce qui montre que cette graisse, à tout prendre, est plutôt un produit de régression qu'un produit de l'activité propre de la cellule, et en effet on en trouve plus souvent sur des animaux anémiés ou malades que sur des animaux parfaitement sains.

Enfin, assez rarement, on trouve du pigment dans l'amibocyte; je n'ai constaté ce fait que chez les Batraciens (surtout *Triton vulgaris*); on trouve dans la cavité générale et même dans les systèmes vasculaires, de nombreux globules blancs renfermant des granules noirs pigmentaires qui forment un amas plus ou moins compact et considérable (pl. I, fig. 8). On sait d'ailleurs que souvent des globules blancs sortent des vaisseaux dans lesquels ils circulent, passent dans les tissus environnants et forment des cellules pigmentaires (chromatophores); cette diapédèse est bien plus marquée pour les artères que pour les veines, en raison de la pression plus considérable qui règne dans les premiers vaisseaux; aussi chez les Batraciens (Triton, Grenouille, Crapaud), un grand nombre d'artères sont-elles entourées

d'un manchon noir de cellules pigmentaires (pl. I, fig. 20; pl. II, fig. 3, *ar*).

La figure 8 de la planche I montre un amibocyte de la cavité générale du *Triton vulgaris*, contenant en même temps une gouttelette de graisse et de nombreux grains de pigment. Il est à peine utile de dire que l'arrivée du pigment est un signe de dégénérescence, et qu'il ne coïncide jamais avec le ferment albuminogène.

Evolution de l'amibocyte. — L'amibocyte mûr, sortant des glandes lymphatiques, n'a qu'une vie très limitée; aussi trouve-t-on dans le sang des globules blancs à tous les stades de leur évolution (pl. I, fig. 9 à 12). D'abord remplie de granules de ferment, à tel point que le protoplasma n'est pas visible, la cellule en contient de moins en moins, ceux-ci s'usant à chaque digestion nouvelle; son protoplasma qui jusqu'alors n'émettait que de courts pseudopodes devient alors très amiboïde (surtout chez les Batraciens) : à ce moment, le globule blanc se compose d'un noyau plus ou moins contourné et de protoplasma; ce dernier disparaît peu à peu en se dissolvant dans le liquide ambiant et finalement il ne reste plus que le noyau sphérique, assez clair et complètement nu (pl. I, fig. 12).

Certainement le noyau disparaît aussi, mais il doit se dissoudre très rapidement, car, pas plus chez les Vertébrés que chez les Invertébrés, je n'ai pu reconnaître nettement la fin de son évolution; on trouve bien quelques débris déchiquetés nageant dans le sang (hématoblastes de Hayem chez l'Homme), mais ils ne sont pas assez caractérisés pour qu'on puisse dire avec certitude que ce sont les débris des noyaux d'amibocytes.

En anticipant un peu sur les études ultérieures, je puis dire que jamais le noyau des amibocytes ne se transforme en hématie; les auteurs qui ont avancé ce fait ont été trompés par une similitude avec le noyau des hématies primitives. Chez tous les animaux qui possèdent des amibocytes, depuis l'Échinoderme jusqu'à l'Homme, on voit ceux-ci suivre les diverses phases que je viens d'énumérer, jusqu'au noyau isolé qui disparaît à son tour dans le sang.

Quels sont les produits de la dissolution des amibocytes? Les étudier serait sortir du cadre anatomique que je me suis tracé; aussi bien je ne les ai point recherchés. Je pense qu'il serait facile de les découvrir dans le sang de divers Invertébrés, où on a quelquefois signalé des corps analogues à la fibrine, qui représente probablement le produit de la dissolution finale des amibocytes; l'étude de ce corps serait le premier pas à faire pour établir avec certitude la composition du plasma sanguin qui a donné lieu à tant de discussions. D'après Mantegazza, la fibrine du sang serait un produit de sécrétion des globules blancs; d'après A. Schmidt, ceux-ci donneraient naissance par leur destruction à la substance fibrinoplastique et au ferment du sang, et seraient les agents essentiels de la coagulation. On voit qu'il y a là un sujet de recherches, qui amènera probablement à des résultats très importants.

La plupart des auteurs qui ont étudié les globules blancs ne connaissant ni leur rôle ni leur anatomie, n'ont pas reconnu leur évolution; Robin, entre autres, a fait des classes spéciales de chaque stade important; ses leucocytes granuleux correspondent aux éléments mûrs; ses variétés, cellule à noyau et cellule sans noyau, sont dues à des accidents de préparation, et enfin ses globulins représentent la phase ultime de l'amibocyte réduit au noyau.

Division des amibocytes. — Comme toutes les cellules nucléées, ils peuvent se diviser, mais cela est tout à fait accidentel et très rare. M. Ranvier a vu s'opérer sous ses yeux la division du noyau dans un globule blanc d'Axolotl, mais cela n'a pas grande signification; c'est en réalité la rupture du noyau en deux parties sous la traction du protoplasma qui l'entoure. On sait que le noyau se plie à tous les mouvements du globule, surtout chez les Batraciens; souvent je l'ai vu bien près d'être rompu, sans avoir pourtant jamais assisté à sa division complète; il n'y a rien d'étonnant à ce qu'il se divise parfois; cela ne peut arriver, remarquons-le bien, que lorsque l'amibocyte a perdu son ferment, qu'il est très mobile et en voie

de régression ; sa division ne peut donc avoir aucun résultat utile, et de fait, elle est complètement accidentelle. Klein et Stricker l'ont signalée les premiers ; M. Ranvier l'a constaté une fois chez un Axolotl; dans mes nombreuses préparations de sang, je n'ai jamais trouvé que deux amibocytes à noyau double (un chez un Lézard, le second chez un Crapaud). Cette division n'a donc aucun rapport avec la karyokinèse normale et n'est en réalité qu'une scission accidentelle du noyau.

Globules du pus. — Je ne puis quitter les globules blancs sans dire un mot des globules du pus; depuis longtemps on a reconnu leur identité avec les premiers (Robin).

Si on examine du pus (provenant d'une plaie de la main, par exemple), soit sans le traiter par aucun réactif, soit en le fixant au carmin osmiqué, on voit que dans le liquide nagent une quantité considérable de cellules qui présentent absolument les caractères des amibocytes (noyau volumineux, granules réfringents de ferment), et qui se trouvent à tous les états différents d'évolution que nous avons signalés dans le sang; il est donc à peu près certain que les globules du pus résultent d'une multiplication sur place des amibocytes provenant des lymphatiques ou des vaisseaux sanguins intéressés par la plaie.

Outre les amibocytes normaux qui forment la grande majorité des globules du pus, on trouve un certain nombre de formes altérées qui en dépendent, mais qui ne se rencontrent pas dans le sang normal, ainsi que des hématies plus ou moins déformées.

Quel est le rôle exact des globules du pus? On n'est pas parfaitement d'accord à ce sujet; d'après l'opinion la plus généralement adoptée, et qui paraît être la seule vraie, le pus, loin d'être utile à la cicatrisation, la retarde et peut causer de nombreux accidents, les globules empruntant les matières nutritives aux tissus environnants ; par l'emploi judicieux de la méthode antiseptique, on peut presque toujours empêcher la multiplication des amibocytes, et éviter la formation du pus.

HÉMATIE (GLOBULE ROUGE).

Tandis que la mobilité du protoplasma et sa nudité complète caractérisent l'élément précédent, l'hématie se reconnaît à sa forme constante, régulière, et à sa membrane d'enveloppe. Il y a bien des controverses sur la véritable composition du globule rouge ; en réalité, c'est une vésicule limitée par une membrane spéciale, munie ou non d'un noyau et remplie d'hémoglobine dissoute et liquide.

Comme nous l'avons fait pour l'amibocyte, voyons d'abord les preuves que peut apporter l'étude de l'élément frais : choisissons, par exemple, des hématies de Batraciens et particulièrement de *Triton ;* vu leurs grandes dimensions, elles se prêtent bien à l'observation.

On peut voir dans les jeunes hématies, qui présentent une hémoglobine aussi foncée en couleur que les éléments adultes, un certain nombre de granulations réfringentes qui sont animées d'un vif mouvement brownien à l'intérieur même de l'hématie (pl. IV, fig. 6 ; fig. 8, *gb*); on voit ces granulations aller du noyau à la paroi, s'y coller, puis se détacher peu après pour reprendre leurs mouvements rapides ; cela prouve deux choses : 1° le contenu de l'hématie est absolument liquide, car sans cela ces granulations ne pourraient s'y mouvoir aussi facilement ; 2° il y a une paroi infranchissable, puisque les granules ne sortent jamais de la vésicule hématique. Enfin, il y a plus, j'ai vu dans une jeune hématie de *Triton marmoratus,* le noyau lui-même se déplacer sous l'impulsion de ces petits granules ; chaque fois que l'un d'eux le choquait, il tournait sur lui-même d'une façon très sensible au microscope. Il ne peut donc pas y avoir d'hésitation sur la nature de l'hématie ; j'ajoute qu'on peut répéter sur n'importe quel Vertébré inférieur les observations précédentes ; il n'y a à l'intérieur de l'hématie aucun stroma protoplasmique ou autre, le contenu est entièrement liquide.

On dit souvent que l'hémoglobine que l'on connaît dans la nature à l'état de dissolution (larves de *Chironomus plumosus*, Annélides, *Planorbis*) ne saurait exister à cet état dans l'hématie, car elle paraît trop concentrée : c'est une erreur. L'hémoglobine des hématies n'est guère plus concentrée que l'hémoglobine d'une Hirudinée ou d'une larve de Chironome; quand on mélange du sang de Vertébré inférieur avec le sang de l'un de ces animaux, au microscope, la différence n'est que peu sensible; enfin, les observations précédentes sont absolument probantes.

Nous allons voir également que, pour les réactifs, l'hématie se comporte absolument comme une vésicule pleine d'un albuminoïde dissous. L'acide osmique ne la déforme aucunement et la laisse comme vivante; si l'on ajoute du picrocarmin, outre la coloration, il se produit souvent un gonflement du noyau facile à constater sous le microscope; le gonflement s'arrête lorsqu'on ajoute de la glycérine. Ainsi une préparation fixée à l'acide osmique et colorée au picrocarmin présente toujours des hématies à noyaux gonflés; dans quelques-unes, le noyau a presque envahi la cavité vésiculaire en absorbant et picrocarmin et hémoglobine, de sorte que la zone hémoglobique paraît très petite. C'est une erreur ainsi produite qui a amené plusieurs auteurs à considérer ces hématies comme des formes jeunes, alors qu'il y avait simplement des noyaux gonflés par le carmin. Toutefois, ce procédé constitue encore le meilleur moyen d'étude, car il y a toujours des hématies qui restent normales, soit qu'elles aient été mieux fixées, soit plutôt que le picrocarmin ne les ait que peu atteintes; seulement il faut être prévenu du gonflement du noyau.

Quant à l'action des autres réactifs, on peut presque la prévoir *a priori*, en se rappelant les lois de l'osmose et les propriétés des albuminoïdes ; en réalité, l'hémoglobine est séparée de l'albumine du sérum dissoute dans le même liquide salin par une mince membrane qui permet facilement à l'osmose de s'opérer; sur le vivant, l'hémoglobine ne s'échappe pas de l'hématie, car le liquide externe

est aussi saturé que le liquide interne ; dès qu'on ajoute une petite quantité d'eau au premier, l'équilibre est détruit et l'hémoglobine sort de l'hématie ; c'est ce qui arrive lorsqu'on traite le sang d'un Vertébré quelconque par l'eau, le sulfate de rosaniline, la cochenille, la fuchsine, etc. L'hématie devient incolore, tandis que la paroi, cachée jusqu'ici par la réfringence de l'hémoglobine, devient fort nette, à double contour ; si l'on a pris du sang de Vertébré ovipare, le noyau hématique se rétracte en se colorant par la fuchsine, la cochenille et le sulfate de rosaniline (Ranvier) [1]. L'éther et le chloroforme ont la même action que les liquides aqueux, c'est-à-dire qu'ils détruisent l'équilibre en diminuant la saturation du milieu extérieur. Quand on voit une hématie ainsi traitée, on est forcé d'avouer que c'est une simple vésicule remplie de liquide, et que le stroma interne n'existe pas.

Si l'on ajoute de la glycérine pure au sang, la concentration du liquide externe reste sensiblement la même, de sorte que l'hématie ne change pas de constitution.

On sait que les albuminoïdes dissous sont précipités de leurs dissolutions par les acides et l'alcool ; si l'on traite du sang par ce dernier corps, on voit nettement l'hémoglobine se rétracter à l'intérieur de la vésicule, se trouer de vacuoles, en un mot, se coaguler. Lorsqu'on emploie de l'alcool saturé d'acide picrique, le liquide se coagule en masse et l'hématie tout entière se rétracte.

Tous ces procédés dont on peut prévoir le mode d'action ne montrent jamais rien de plus que ce que nous avons vu précédemment dans l'hématie ; il faut donc abandonner complètement les idées de stroma, de filaments radiaires (Faber, Brücke et Krause), qui ne sont que des erreurs d'interprétation ou des hypothèses gratuites.

Nature de la membrane hématique. — Il est tout à fait facile de mettre en évidence la membrane de l'hématie, en traitant celle-ci par tous les réactifs colorants dissous dans l'eau et l'alcool faible

[1] *Recherches sur les éléments du sang* (*Archives de physiologie*, 1875).

(carmin, fuchsine, cochenille, etc.); aussi bien chez les Vertébrés ovipares que chez les Mammifères, la vésicule se réduit à son enveloppe. De même, dans le développement, on peut facilement trouver des hématies incolores, non encore munies d'hémoglobine (pl. IV, fig. 6 et fig. 8) ; mais, si les faits précédents ne sont pas niables, il faut préciser la nature et les propriétés de la membrane limitante ; elle n'est point comparable à une enveloppe de cellulose ou de cartilage (cellules cartilagineuses des Annélides, des Hydraires, etc.); c'est simplement du protoplasma condensé, comme on le verra bien dans l'étude du développement. L'hématie est comparable à une cellule contenant en son centre une vacuole énorme, qui aurait refoulé le protoplasma à la périphérie, sous la forme d'une mince membrane, le noyau restant central ou disparaissant ; la vacuole, par suite de transformations chimiques dont j'indiquerai l'agent actif, se remplit d'hémoglobine ; c'est bien de cette manière qu'il faut comprendre l'hématie, et, quand on la suit depuis son premier stade jusqu'à son état parfait, on voit que c'est une vacuole périnucléaire qui, se développant de plus en plus, devient la cavité du globule rouge adulte.

La nature protoplasmique de cette enveloppe explique les propriétés singulières qu'on lui avait reconnues. Ainsi, lorsqu'on déchire des hématies en abaissant et relevant successivement le couvre-objet, on voit qu'elles prennent des formes bizarres sans qu'une goutte d'hémoglobine s'échappe et sans qu'on voit trace d'enveloppe déchirée dans le liquide. Ce fait, qui avait amené Rollett à nier la membrane hématique, s'explique très facilement, car le protoplasma se soude à lui-même lorsque deux faces internes sont mises en contact par la contraction du globule ; la face externe, plus condensée ne jouit pas de cette propriété, ou du moins ne peut adhérer à son congénère qu'à un degré très faible (ce qui produit chez l'Homme les piles d'hématies).

On a vu parfois le noyau hématique traverser la membrane sans qu'on puisse voir aucun orifice de sortie ; ce phénomène est abso-

lument semblable à celui que l'on constate pour les capillaires sanguins ou lymphatiques, qui laissent également passer des globules sanguins sans qu'on puisse trouver d'orifices préformés (diapédèse); les propriétés d'autosoudure du protoplasma expliquent très logiquement ces diverses expériences.

Forme et division des hématies. — On sait que les hématies des Mammifères, dépourvues de noyaux, ont la forme de disques biconcaves (ovoïdes chez les Caméliens, circulaires chez les autres), tandis que celles des Vertébrés ovipares, pourvues de noyaux, ont la forme de lentilles ovoïdes (circulaires chez les Cyclostomes) biconvexes, présentant un renflement central où est logé le noyau. La raison d'être de ces formes trouvera naturellement sa place à la suite du développement.

Les hématies se divisent-elles à l'état adulte? On peut répondre par la négative. Dans mes nombreuses préparations de sang, soit fraîches, soit traitées par divers réactifs, *jamais* je n'ai trouvé une seule hématie normale en voie de division ; on en voit parfois dont le noyau est plus ou moins étranglé, mais il est facile de constater que l'hématie a été déformée par le contact soit de l'air, soit d'un réactif ; jamais je n'ai vu une hématie présenter nettement un phénomène de karyokinèse.

En tout cas, la division n'aurait aucune utilité, puisqu'elle n'augmenterait pas la quantité d'hémoglobine ; elle serait d'ailleurs impossible chez les Mammifères, puisque les hématies n'ont pas de noyau; l'observation et la morphologie sont donc d'accord pour nier complètement la division des hématies (à l'état adulte).

Evolution des hématies. — Il est probable que les hématies, quoique beaucoup plus durables que les amibocytes, finissent aussi par disparaître dans le plasma sanguin; toujours est-il que dans le sang on ne trouve que difficilement les formes d'hématies en régression (hématoblastes colorés de Hayem chez l'Homme); si la destruction a lieu, ce qui est probable, puisqu'il y a production correspondante d'éléments, elle doit s'opérer complètement dans l'intérieur d'un

organe (peut-être le foie), si bien qu'il n'en paraît pas de traces au sortir de celui-ci.

GLANDES LYMPHATIQUES.

Maintenant que nous connaissons les appareils et leur contenu, nous devons examiner le développement des éléments figurés ; ils se forment dans un ensemble de corps à apparence glandulaire, auxquels on a donné pour cette raison le nom de glandes closes ou glandes vasculaires; ce dernier terme est vague, car les capsules surrénales sont aussi des glandes vasculaires et pourtant n'ont pas de rapport avec la formation des éléments figurés du sang; le premier terme n'est pas exact, car les glandes ne sont nullement closes; elles sont pourvues de canaux excréteurs qui sont, soit des vaisseaux lymphatiques, soit des vaisseaux sanguins. J'emploierai donc uniquement le nom de *glandes lymphatiques;* chez les Mammifères, elles sont très nettement définies. On peut les ranger en deux groupes : d'une part, celles qui sont le point d'origine des lymphatiques, à savoir la glande thyroïde, les thymus, les follicules clos (isolés ou en plaques de Peyer); d'autre part, les glandes qui sont simplement interposées sur les trajets vasculaires, à savoir les ganglions lymphatiques et la rate. Seule, la dernière de ces glandes produit à la fois des amibocytes et des hématies ; toutes les autres forment seulement les premiers de ces éléments.

GLANDE THYROÏDE.

Chez tous les Vertébrés, la glande thyroïde apparaît primitivement sur la face ventrale du pharynx, au niveau du second arc branchial, et immédiatement en avant du point où se forme la langue ; elle est par conséquent unique à l'origine ; elle garde cette forme chez les Reptiles (Lacertiens, Ophidiens, Chéloniens); souvent elle s'étire, se scinde en deux lobes qui restent réunis ensemble par un isthme (Homme, Rongeurs, Ruminants, Daman), ou se séparent complète-

ment et s'écartent beaucoup (Carnassiers, Édentés, Monotrèmes, Marsupiaux, Oiseaux, Batraciens). Ce dédoublement qui apparaît chez certains types pour manquer chez d'autres très voisins, n'a en réalité qu'une minime importance ; parfois il se produit tératologiquement, et *vice versâ*, des espèces à deux thyroïdes renfermant des individus chez lesquels les deux lobes sont réunis par un isthme.

Mammifères. — Je vais prendre le Chien comme type de la description de la thyroïde pour les Mammifères.

Chez un Bouledogue adulte, on découvre facilement de chaque côté de la trachée les deux glandes thyroïdes, parfaitement séparées ; ce sont deux corps oblongs, assez éloignés l'un de l'autre, lisses, d'un rouge brunâtre particulier, et qui reçoivent à leurs extrémités des veines et artères assez volumineuses. Chez un jeune Chien, je les ai trouvées encore réunies par un isthme étroit, mais parfaitement net, situé vers leur partie inférieure; c'est là un cas tératologique, car chez presque tous les Carnassiers (Putois, Chat, Ours, etc.) il y a deux thyroïdes bien séparées.

Quand on coupe un corps thyroïde, on voit fort bien qu'il est composé de vésicules claires, très petites, qu'on distingue facilement à la loupe; ces vésicules contiennent un liquide qui s'échappe lorsqu'on les entame. Le meilleur procédé pour étudier la texture du corps thyroïde est d'enlever sur l'animal fraîchement tué (surtout bien nourri et en bonne santé) une tranche mince que l'on traite par l'acide osmique, le picrocarmin et la glycérine. La tranche, examinée de champ, montre beaucoup de vésicules entières, non entamées par la coupe et renfermant encore leur liquide interne; on peut donc les examiner avec toutes les garanties désirables.

La thyroïde est parcourue par une fine trame conjonctive peu compliquée, par des veines et des artères qui donnent un riche réseau capillaire à chaque vésicule; enfin tous les intervalles laissés entre les vésicules, la trame conjonctive et les réseaux vasculaires sont occupés par un réseau lymphatique dont nous verrons tout à l'heure

la disposition. La partie importante est la vésicule close; c'est donc par elle que nous allons commencer.

La vésicule peut être comparée à une sphère creuse de 50 à 100 μ environ de diamètre, dont la paroi interne est recouverte de cellules serrées les unes contre les autres et la paroi externe d'un endothélium lymphatique (pl. II, fig. 7); la sphère est remplie d'un liquide albumineux (matière colloïde) qui n'est autre qu'une dissolution concentrée d'albumine du sérum; on trouve en suspension dans ce liquide un nombre plus ou moins grand d'amibocytes mûrs, produits par la desquamation de la couche cellulaire interne (pl. II, fig. 7, *a*).

Cette dernière est formée de cellules très nettes après l'action de l'acide osmique et du picrocarmin, donnant une mosaïque polygonale assez régulière par le nitrate d'argent (pl. II, fig. 6, *g*); elles mesurent en moyenne 11 μ; le noyau assez volumineux, faisant une saillie prononcée à la surface, occupe une grande partie de la cellule; le reste est formé d'un protoplasma clair renfermant quelques granules réfringents de ferment albuminogène. De place en place, on voit des cellules parfaitement mûres (pl. II, fig. 8, *a*), remplies de granules de ferment et tout à fait comparables aux amibocytes mûrs que nous avons décrits dans le sang; presque toujours les cellules mûres sont par groupes de trois ou quatre, au voisinage d'un capillaire sanguin, là où la nutrition est plus facile. Ces cellules mûres se soulèvent un peu, tandis que les cellules voisines s'allongent en dessous d'elles; enfin elles se détachent tout à fait et tombent dans la cavité de la vésicule. Dans la préparation faite comme je l'ai indiqué précédemment, on voit facilement dans les vésicules les cellules flottantes, car elles restent incolores, ne pouvant être atteintes par le picrocarmin, puisqu'elles sont suspendues au milieu d'un sérum assez concentré. On peut se convaincre qu'elles sont identiques aux amibocytes pleins de granules; il y a production et desquamation d'éléments cellulaires dans les vésicules thyroïdes; cela est absolument indiscutable.

Quand les cellules mûres se sont ainsi détachées de la paroi interne,

l'emplacement qu'elles occupaient reste vide, et forme un trou plus ou moins grand (pl. II, fig. 9); les cellules qui l'entourent se divisent et bientôt la paroi interne redevient continue.

Chaque vésicule thyroïde est complètement enserrée d'un riche réseau capillaire sanguin disposé plus ou moins régulièrement (pl. II, fig. 4); les capillaires ont un calibre assez réduit (6 μ), parfois ils ne laissent guère passer de front qu'une ou deux hématies; ils m'ont paru renfermer un nombre d'amibocytes plus considérable que dans l'appareil vasculaire général.

La trame conjonctive de la glande est assez réduite ; elle est composée de longues fibrilles qui portent un noyau fusiforme de 11 μ environ ; ces fibrilles sont accolées aux vésicules qu'elles relient ainsi les unes aux autres.

Il nous reste à examiner le réseau lymphatique interposé entre les vésicules ; pour le déceler, il faut avoir des glandes thyroïdes tout à fait fraîches et opérer peu après la mort de l'animal ; avec une fine canule de Pravaz, on fait une injection interstitielle de nitrate d'argent à 1 pour 100 ; on voit alors la thyroïde sur laquelle on opère se gonfler d'une façon très sensible : c'est le réseau lymphatique qui se remplit. Lorsque la réduction de l'argent est terminée, on coupe la glande en petits morceaux, parmi lesquels on recherche les plus noirs; on transfère dans l'eau distillée, puis on colore au picrocarmin; on dilacère enfin dans la glycérine. C'est par ce procédé qu'on a obtenu les préparations représentées planche II, figures 5 et 6. L'endothélium lymphatique est formé de cellules très sinueuses, fort longues (jusqu'à 52 μ) dont je n'ai pu parvenir à voir le noyau; cet endothélium est accolé intimement à la paroi cellulaire des vésicules, qui s'imprègne d'argent en même temps; il y a donc contact, presque soudure entre ces deux couches. L'endothélium forme de larges nappes (pl. II, fig. 5), irrégulières, qu'on obtient par lambeaux plus ou moins considérables recouvrant les vésicules. A proprement parler, les lymphatiques ne constituent pas un réseau autonome; en réalité, tous les intervalles compris entre les vésicules et la trame conjonc-

tive sont recouverts d'un endothélium très net, et ce n'est qu'à la sortie de la glande que ces intervalles se munissent d'une paroi autonome pour former de véritables vaisseaux ; je comparerai volontiers la thyroïde à un amas de boulets, dont tous les interstices formeraient le réseau lymphatique d'origine, les boulets figurant les vésicules. L'injection interstitielle de la thyroïde montre bien qu'il en est ainsi; en effet, sous la poussée du liquide introduit la glande se gonfle uniformément, par suite de la dilatation des intervalles lymphatiques.

La méthode des coupes donne des résultats parfaitement comparables à ceux fournis par la méthode précédente; on voit facilement la paroi cellulaire, les cellules détachées et flottant dans les vésicules; celles-ci sont remplies d'un coagulum légèrement jaunâtre, dû à la coagulation de l'albumine du liquide interne sous l'action de l'alcool; les intervalles lymphatiques, interrompus de place en place par le contact des vésicules, sont remplis du même coagulum.

M. Sappey a injecté les lymphatiques; je renvoie à la figure qu'il en donne (*Anatomie des lymphatiques*, pl. XLVI, fig. 1 ; fig. 2 pour l'Ours), qui montre les troncs terminaux se dirigeant l'un en bas, l'autre en haut, en passant chacun dans un ganglion lymphatique avant de poursuivre leur route.

Chez les Mammifères, j'ai examiné non seulement le Chien que j'ai pris comme type, mais aussi deux Rongeurs, le Surmulot (*Mus decumanus*) et le Lapin (*Lepus cuniculus*); il n'y a que des différences de détail liées surtout à la dimension des vésicules, qui sont plus petites et plus écartées chez le Lapin.

Oiseaux. — Chez les Oiseaux, il y a deux thyroïdes bien séparées et assez éloignées l'une de l'autre ; la séparation est très précoce, elle commence chez le Poulet à quatre jours et demi (de Meuron).

Chez un Moineau (*Passer domesticus*), les thyroïdes fort petites (1 millimètre et demi environ), assez faciles à découvrir, sont placées entre les carotides et un petit tronc artériel qui s'en détache à angle aigu, un peu au-dessus de la bifurcation de la trachée (pl. II,

fig. 1); ce sont de petites sphères composées d'un nombre considérable de vésicules de 50 μ environ de diamètre (maximum); ces vésicules sont serrées les unes contre les autres, de sorte que les intervalles lymphatiques sont assez réduits; au point de vue histologique, il n'y a aucune différence avec les Mammifères, aussi ne m'y arrêterai-je pas plus longtemps.

Reptiles. — Chez les Chéloniens, Ophidiens, Sauriens, la glande thyroïde est unique, soit qu'elle constitue une petite sphère comme dans les deux premières familles, soit une bandelette aplatie comme chez les Lézards. Chez ces animaux, on remarque déjà une tendance qui ira toujours en s'accentuant; le nombre des vésicules thyroïdes va en diminuant, leur diamètre devenant plus considérable.

La Couleuvre à collier (*Tropidonotus natrix*) constitue un excellent type pour l'étude de la thyroïde et même pour une étude générale; la glande qui nous occupe a la forme ovoïde; elle est placée contre la carotide, presque au contact du cœur, au devant de la trachée. Après l'action de l'acide osmique, du picrocarmin et de la glycérine, on peut facilement, en la frottant avec un pinceau, séparer toutes les vésicules absolument intactes; en effet, la trame conjonctive est excessivement réduite, les vésicules n'ont que peu ou point de cohérence entre elles; aussi peut-on facilement les isoler; la figure 11, pl. II, représente un groupe de vésicules ainsi préparées, ce qui permet d'étudier leurs différents caractères sans crainte d'erreur.

Les vésicules qui ont depuis $0^{mm},780$ jusqu'à $0^{mm},052$, présentent une enveloppe capsulaire, amorphe, excessivement mince, qui porte à sa face interne les cellules habituelles; dans la figure 11, la grande vésicule de gauche montre très bien cette capsule (*l*), dont la couche cellulaire a été séparée par un accident de préparation; quand on la regarde de profil, on voit facilement dans l'épaisseur de cette capsule des noyaux fusiformes, allongés, de 16 μ environ, dessinant une légère saillie (pl. II, fig. 12, *l*). La couche cellulaire interne ne présente pas de particularités; comme chez le Chien, on voit de place en place des cellules parfaites remplies de granules de ferment

et en d'autres points des espaces vides, déterminés par la chute d'éléments mûrs. Le liquide interne de la vésicule renferme en suspension, non plus des amibocytes isolés, mais un véritable *plasmodium*[1] formé par la réunion d'un nombre considérable de cellules mûres (pl. II, fig. 11, *a*). Souvent ce plasmodium contient au centre une concrétion de carbonate de chaux; dans presque toutes les vésicules, surtout dans les plus grandes, on trouve une, parfois deux concrétions minérales; dans le deuxième cas, il coexiste deux plasmodiums ayant chacun comme centre une des concrétions. Celles-ci (pl. II, fig. 13) mesurent de 27 à 33 μ; elles ont souvent la forme de deux boules irrégulières, accolées; parfois leur forme se complique par l'adjonction de petits amas arrondis de calcaire; elles se dissolvent facilement dans l'acide azotique, sans effervescence sensible et sans laisser de résidu, ce qui montre qu'elles n'ont pas de trame organique; en comparant la figure 13 de la planche II avec celles de Robin et Verdeil (*Chimie anatomique et physiologique*, atlas, pl. XV, fig. 4), on pourra se convaincre de leur identité avec les concrétions calcaires de l'Homme.

Le réseau capillaire qui recouvre les vésicules est moins serré et moins compliqué que chez le Chien; il est placé entre la couche cellulaire interne et la membrane capsulaire. Chez la Couleuvre, le système lymphatique prend bien le caractère d'un vaste sinus limité par les vésicules elles-mêmes; bien que je n'aie pas fait d'imprégnation à l'argent chez cette espèce, je ne doute pas que la membrane capsulaire ne soit homologue à l'endothélium lymphatique que j'ai décrit chez le Chien; les noyaux qui y sont inclus seraient par suite des noyaux endothéliaux.

Chez la Couleuvre, j'ai pu voir comment se multipliaient les vésicules; sur la paroi de l'une d'elles, de grande taille, les cellules pro-

[1] Comme M. Michel l'a fait remarquer (*Comptes rendus*, n° 22, t. CVI), les amibocytes ne forment pas des plasmodiums parfaits, c'est-à-dire que, même associés, ils conservent toujours leur individualité et peuvent se séparer; à vrai dire, ce ne sont que des pseudo-plasmodes.

lifèrent de façon à former un petit amas cellulaire plein, qui fait saillie à la surface de la vésicule mère (pl. II, fig. 11, *g'*) ; ce processus s'arrondit, devient sphérique, puis se creuse au centre d'une cavité, tandis que les cellules forment une couche unique à la surface interne de la capsule : une nouvelle vésicule est ainsi constituée ; elle se séparera plus tard de celle qui lui a donné naissance.

Chez le *Lacerta stirpium*, Daudin, la thyroïde forme une bandelette irrégulière de 2 millimètres environ, posée transversalement sur la trachée, un peu au-dessus du cœur (pl. II, fig. 2); la seule particularité qu'elle présente est un développement considérable de pigment noir sur la trame conjonctive ; chaque vésicule est ainsi entourée d'une espèce d'auréole irrégulière qui la rend fort nette ; ce pigment se dispose en lignes ondulées, formant vaguement un réseau ; il est constitué par de petits grains, très réfringents, amoncelés les uns sur les autres et d'un noir franc à la lumière réfléchie ; comme chez le type précédent, on peut assez facilement séparer les vésicules intactes, recouvertes de leur réseau capillaire. J'ai constaté avec grande netteté chez le Lézard la formation des cellules mûres surtout au voisinage des capillaires, ce qui est d'ailleurs logique, puisque l'apport des substances nutritives y est plus considérable ; les vésicules ont environ de 80 à 160 μ.

Batraciens. — Chez les Batraciens, la thyroïde est séparée en deux parties, assez éloignées l'une de l'autre. Chez la Grenouille, chacune de ces glandes est située dans l'angle formé par les grandes cornes et le corps de l'os hyoïde ; chez le *Triton vulgaris*, on trouve les thyroïdes au voisinage de la grande corne de l'os hyoïde ; en raison de leurs petites dimensions (1 millimètre), elles sont fort difficiles à trouver ; aussi vais-je indiquer le procédé qui m'a réussi chez ce type ; après avoir enlevé la peau qui recouvre la partie inférieure de la tête, on cherche les grandes cornes de l'os hyoïde incluses dans le plancher musculaire qui relie les deux branches de la mâchoire inférieure ; on enlève avec les ciseaux les grandes cornes et ce qui les entoure ; on les porte sous le microscope dans une goutte de

lymphe extraite de la cavité générale ; on découvre alors assez facilement sur le bord interne de la grande corne et non loin de son extrémité inférieure une petite sphère placée entre l'artère et la veine linguales (pl. II, fig. 3, *Ty*), qui longent également l'os hyoïde. Avec des aiguilles, on isole facilement la thyroïde et les vaisseaux adjacents ; on peut alors l'examiner dans une goutte de lymphe, à un fort grossissement, ce qui permet de voir les éléments encore vivants.

Les vésicules, peu nombreuses, mesurant parfois $0^{mm},520$, recouvertes d'un réseau capillaire très lâche, renferment un liquide albumineux qui tient en suspension quelques amibocytes mûrs, produits par la couche cellulaire interne ; celle-ci est formée de cellules de 10 à 16 μ, serrées les unes contre les autres, réduites au noyau et à une mince couche de protoplasma (pl. II, fig. 14) ; par places, au voisinage des capillaires, on voit les noyaux entourés de granules de ferment, d'abord de petite taille et peu réfringents, puis augmentant de volume et de pouvoir dispersif. Les cellules mûres dont le protoplasma est rempli de granules (*a*), se détachent alors pour tomber dans la cavité de la vésicule, d'où elles passent dans les intervalles lymphatiques.

Chez les Batraciens, s'accuse tout à fait une tendance que j'ai déjà signalée : le nombre des vésicules diminue pendant que leur diamètre reste sensiblement le même ; il y a donc à ce point de vue une infériorité signalée chez les Vertébrés inférieurs, dont la thyroïde est ainsi beaucoup moins active que celle des Mammifères ; cela est surtout très net chez les Tritons, le *Proteus vulgaris* (Leydig) où le nombre des vésicules descend jusqu'à une dizaine.

Physiologie. — Maintenant que nous connaissons exactement la constitution de la thyroïde, il convient d'examiner son fonctionnement :

1° *Formation des amibocytes.* — Comme on l'a vu, les cellules de la couche interne, surtout les plus rapprochées du réseau capillaire, se remplissent peu à peu de granules de ferment ; une fois mûres,

elles présentent des mouvements amiboïdes peu accentués, se détachent et tombent dans le liquide de la vésicule. Comment gagnent-elles les vaisseaux lymphatiques de la glande? Nous avons vu que les vésicules sont limitées par un revêtement endothélial, appartenant aux lymphatiques; les cellules de la couche interne se détachent généralement plusieurs à la fois, par petites plaques, de façon à laisser des places vides ; on voit que les amibocytes n'ont qu'à perforer le revêtement endothélial pour pénétrer dans les lymphatiques; on sait que celui-ci se prête très facilement à la diapédèse ; souvent, dans mes préparations j'ai vu des amibocytes en train de sortir de leur vésicule : c'est, à mon avis, un fait incontestable.

La production d'amibocytes se règle sur la demande qu'en fait l'organisme ; les animaux vigoureux, *surtout bien nourris*, présentent un grand nombre de cellules développées ou en voie de développement ; plus la nutrition est active, plus la production est grande ; les animaux anémiés, privés de nourriture depuis longtemps, ont des vésicules absolument inactives. Aussi si l'on veut étudier avec fruit la thyroïde, il faut choisir des animaux bien nourris et de préférence avant le repas.

La vésicule est remplie de liquide albumineux ; je n'en parlerais guère si l'on n'avait émis sur son origine les hypothèses les plus fantaisistes ; ce n'est pas un liquide anormal, un signe de dégénérescence (Poincarré), ce n'est pas non plus un contenu colloïde, c'est tout simplement du sérum exsudé des capillaires, de la lymphe si l'on veut ; on s'explique facilement pourquoi il contient une proportion d'albumine assez considérable, étant situé dans une glande qui produit des cellules à ferment albuminogène ; on notera le même fait pour toutes les glandes lymphatiques : la lymphe y est toujours très concentrée et donne un coagulum compact sous l'action de l'alcool. Enfin, dans les coupes, on peut remarquer que le contenu des vésicules et celui des lymphatiques excréteurs sont identiques.

Nous avons vu la disposition des lymphatiques, formés en réalité par les intervalles vésiculaires; cela explique pourquoi, quand on

pousse une injection interstitielle, on voit la thyroïde se gonfler uniformément d'une façon très sensible; une pression considérable dans les capillaires sanguins amenant un apport de sérum dans les lymphatiques aura exactement le même effet; c'est ce qui se produit dans certaines circonstances physiologiques ou pathologiques, notamment dans l'effort. On sait que dans l'effort, il y a compression des veines du cou, amenant la rougeur de la face; la pression augmente considérablement dans les capillaires artériels, ce qui produit par suite le gonflement de la thyroïde.

THYMUS.

L'origine des thymus est assez différente de celle de la thyroïde; en effet, tandis que ce dernier organe apparaît sous la forme d'un diverticule unique de la paroi du pharynx, du côté ventral, les rudiments des thymus se trouvent sur les fentes branchiales du côté dorsal et débutent toujours par un épaississement solide de l'épithélium. Les thymus des Mammifères font seuls exception à cette règle; les portions dorsales solides jouent un rôle effacé, et la majorité de l'organe provient d'un cæcum ventral de la troisième poche branchiale (de Meuron) [1].

On sait que les thymus, très bien développés chez les fœtus et les jeunes animaux, diminuent de volume à mesure qu'ils avancent en âge et finissent par disparaître à peu près complètement chez les adultes pour de nombreuses espèces (Homme, Chien); très actifs chez les jeunes, les thymus sont en réalité suppléés dans leurs fonctions par de nombreuses glandes d'apparition plus tardive (rate, ganglions lymphatiques, follicules clos de l'intestin); devenus inutiles, ils se résorbent en tout ou en partie; on les trouve encore très nets chez les Batraciens anoures, les Reptiles (Couleuvre), les Oiseaux (jeunes Pigeons), quelques Mammifères (Surmulot, Hérisson, Daman); ce ne

[1] De Meuron, *Sur le développement du thymus et de la glande thyroïde* (*Recueil zoologique suisse*,, t. III, n° 4, 1886, p. 517).

sont donc point des organes embryonnaires, comme on le dit souvent. Toujours pairs à l'origine, il arrive souvent qu'ils se segmentent en plusieurs petites glandes échelonnées ; cela est surtout net chez le Canard, le Moineau, l'Alouette, les Fringillides (Ecker), le Pigeon, la Couleuvre, le Surmulot.

Mammifères. — Comme je l'ai fait pour la thyroïde, je vais étudier en détail le thymus chez un Mammifère facile à se procurer, qui le présente à un haut degré de développement ; c'est le Surmulot (*Mus decumanus*) que je vais prendre comme type.

Chez tous les jeunes Surmulots et chez un grand nombre d'adultes (pl. I, fig. 13), après avoir ouvert la cavité thoracique, on voit au-dessus du cœur une grosse masse lobée, d'un blanc rosé, qui s'attache en haut de la trachée, bien au-dessous de la thyroïde, et qui recouvre le cœur et la partie supérieure des poumons : c'est le thymus (*Th*), qui offre un développement considérable, puisque son volume est presque égal à celui du cœur ; en le disséquant avec précaution, on voit qu'il est formé de deux parties reliées ensemble par des lames conjonctives, qui s'étendent seulement sur le côté ventral de la cavité thoracique. Chez le Daman, Kaulla et George signalent aussi un thymus assez gros, égalant en volume le tiers du cœur ; il est ainsi bien moins développé que chez le Surmulot ; chez le Hérisson (*Erinaceus europæus*), le groupe des thymus a environ le même volume que chez le Daman.

Mais les thymus ne se présentent pas sous cette forme chez tous les Surmulots ; chez un certain nombre d'adultes, sans qu'on puisse trouver la raison de cette différence, ils sont divisés en un certain nombre (quatre à six) de petits lobes, placés dans les environs du cœur, toujours sur la face ventrale (pl. I, fig. 14, *Th*) ; on voit que la segmentation des thymus n'a en réalité aucune valeur morphologique.

Si l'on étudie d'abord par le procédé des coupes un des gros thymus décrits précédemment, on peut facilement observer les faits suivants : cette glande est *absolument* compacte, ne renferme aucune

cavité à l'état normal et sain ; elle est soutenue par un squelette conjonctif, très irrégulier, dont la figure 15, planche I, donne une bonne idée; ce squelette formé de substance fondamentale et de fibrilles conjonctives, très ramifié, détermine des lobules très irréguliers et toujours *incomplets*, c'est-à-dire que les lobules circonscrits ne sont pas isolables, ne sont pas entourés de toutes parts par une enveloppe conjonctive ; dans la figure 15, on voit que le lobule de droite est ouvert sur l'une de ses faces, en continuité de substance avec les lobules environnants; si j'avais figuré la coupe immédiatement inférieure à celle du dessin, on aurait pu voir que les lobules ne se continuaient pas plus loin ; tantôt on a une coupe assez large et entièrement dépourvue de tissu conjonctif, tantôt l'on voit des pseudo-lobules comme ceux que je viens de décrire. En résumé, et c'est un point essentiel à établir, les thymus sont des glandes compactes, continues, parcourues par un squelette conjonctif très ramifié qui porte en même temps les vaisseaux sanguins ; dans son ensemble, chacun des thymus peut être assimilé à un follicule clos de l'intestin.

Les veines et les artères cheminent sur le réseau conjonctif où on les trouve facilement dans les coupes; elles émettent des capillaires qui plongent dans la substance comprise entre les tractus conjonctifs ; la figure classique de Frey (*Traité d'histologie*, 1871, fig. 388, d'après His) rend assez exactement ce qui se passe dans les points où l'on voit des pseudo-lobules, comme figure 15, planche I.

Des gros tractus conjonctifs faciles à voir au microscope, se détachent une foule de fibrilles anastomosées qui forment un fin réticulum tout à fait semblable à celui qui est représenté figure 7, planche III; c'est sur ce réseau que sont amoncelées les cellules du thymus, de moins en moins serrées à mesure que l'on s'écarte des gros tractus squelettiques.

Lorsque le thymus est divisé en petits lobes (pl. I, fig. 14), cette structure subsiste, quoique un peu moins nette; à peine quelques gros tractus parcourent le lobe thymique ; les cellules sont amoncelées sur un fin réticulum conjonctif comme précédemment et de

place en place laissent des espaces un peu plus clairs qui sont le départ des lymphatiques.

Evolution des cellules. — Maintenant que nous connaissons la disposition microscopique du thymus, il convient d'examiner les cellules qu'il contient ; le meilleur procédé à employer est de traiter successivement un très petit fragment par l'acide osmique (5 minutes), le picrocarmin (15 minutes) et la glycérine ; on dilacère et on examine à un fort grossissement (oc. 3, obj. 9 imm. Nachet). Les formes initiales sont des cellules de 6 à 8 μ, formées d'un noyau parfois nucléolé, entouré d'une mince zone de protoplasma à contours nets ; ces cellules parfois isolées, sont le plus souvent amoncelées les unes sur les autres, de façon à se comprimer réciproquement (pl. I, fig. 16) ; dans la zone protoplasmique, on voit s'accumuler peu à peu le ferment albuminogène, d'abord formé de gros granules incolores, qui se segmentent et deviennent plus réfringents, de façon à envelopper complètement le noyau ; la cellule thymique (*a*) est transformée alors en amibocyte parfait, prêt à quitter la glande formatrice pour passer dans l'appareil circulatoire. En opérant comme je l'ai dit, rien n'est plus facile à voir que cette transformation ; il ne peut donc y avoir aucun doute sur la fonction lymphatique du thymus.

Outre ces cellules de petites dimensions, à toutes les étapes de leur évolution, on trouve aussi des cellules plus grandes, jusqu'à 12 et 18 μ ; ce sont de petites plaques protoplasmiques (pl. I, fig. 16, *d*), renfermant un ou deux noyaux semblables aux noyaux précédents ; parfois ces grandes cellules contiennent du ferment albuminogène, mais je crois qu'elles servent bien plutôt à la formation de nouvelles cellules, comme le prouve la présence fréquente de deux noyaux, accolés comme s'ils provenaient d'une karyokinèse récente.

J'ai trouvé aussi assez souvent de grandes cellules de 15 μ environ, renfermant le noyau habituel et en outre, quelques gros granules clairs qui ne ressemblent point au ferment albuminogène. Est-ce une substance préparatoire du ferment ou est-ce un résidu de fabrication ?

Je ne veux émettre aucune hypothèse, ne me rendant aucunement compte de leur rôle.

Quoi qu'il en soit, il ne faut pas oublier que les deux dernières formes que je viens de décrire constituent une infime minorité; les cellules caractéristiques sont celles qui se développent en amibocytes; ce sont les seules qu'on puisse homologuer à celles de la thyroïde.

Lymphatiques. — Quand on coupe un thymus frais, on voit suinter quelques gouttes d'un liquide trouble, que la plupart des auteurs appellent suc thymique; c'est tout simplement la lymphe contenue dans la glande, qui s'échappe en entraînant un certain nombre d'amibocytes mûrs et de cellules thymiques. L'existence des lymphatiques, à mon avis, est indiscutable; j'ai vu bien souvent dans mes coupes, accolées aux vaisseaux sanguins, des cavités remplies d'un coagulum granuleux qui appartiennent certainement au système lymphatique; mais ne disposant pas d'un matériel suffisant, je n'ai point tenté d'injections montrant le trajet externe des lymphatiques qui, pour le thymus, restent encore à décrire. Toujours est-il qu'ils naissent de la périphérie de la glande et se perdent immédiatement dans son épaisseur en se divisant en un certain nombre de petites branches; ces petites branches s'ouvrent dans les espaces clairs, à cellules écartées, dont j'ai déjà parlé, et c'est par cette voie que peuvent s'échapper les amibocytes produits par le thymus.

Oiseaux. — Chez les jeunes Pigeons, qui constituent de bons types pour l'étude du thymus, on découvre facilement de chaque côté du cou, entourées de corps adipeux, une chaîne de petites glandes (cinq ou six) qui s'étend depuis la partie inférieure de la tête jusque près la bifurcation des bronches (pl. I, fig. 17, *Th*); ce sont les thymus qui se sont divisés en plusieurs lobes, parfois réunis entre eux par un pont de substance thymique, parfois bien séparés. Les lobes accompagnent la veine jugulaire et le pneumogastrique, ce qui les rend faciles à trouver; ils sont rosés et parcourus par de nombreux vaisseaux sanguins.

Chez les jeunes Moineaux, les thymus sont formés de cinq ou six glandes, cachées en grande partie sous le jabot; deux de ces glandes, tout à fait cervicales, placées symétriquement à l'origine du cou, sont fort grosses et très faciles à trouver.

Enfin, on pourra trouver dans Wiedersheim (*Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie*, p. 532, fig. 381, *E*) une bonne figure des thymus d'une jeune Autruche.

Comme chez le Surmulot, ces thymus assez volumineux sont soutenus par un réseau conjonctif qui offre exactement la même apparence que figure 15, planche I; c'est sur ce réseau formant de petites alvéoles irrégulières que cheminent les vaisseaux sanguins qui, sur les échantillons injectés, rendent fort nette la disposition alvéolaire du squelette conjonctif.

Les cellules fort petites, de 5 à 6 μ, sont formées d'un noyau renfermant un nucléole ou des granulations et d'une mince couche protoplasmique, souvent difficile à voir; elles présentent toutes les phases de transformation en amibocytes, en s'entourant de granules de ferment, d'abord gros et incolores, puis devenant très réfringents et diminuant de taille. On voit assez souvent des formes de division ou cellules à deux noyaux.

Couleuvre (*Tropidonotus natrix*). — Le long de la trachée, sur une bande conjonctive s'étendant depuis l'extrémité de l'os hyoïde jusqu'au cœur, on voit deux petites glandes allongées, très étroites, placées sur le côté ventral du conduit aérien : ce sont les thymus. Souvent ils sont divisés à leur extrémité en petits lobes (pl. I, fig. 18); c'est la tendance à la division, si accusée chez le Pigeon, qui se dessine ici.

Les thymus sont parcourus par une fine trame conjonctive qui ne présente aucune disposition régulière; il n'y a pas là de lobules définis, encore moins que chez les types précédents. On trouve des cellules de 8 à 12 μ à zone protoplasmique minime (pl. I, fig. 19), à tous les stades de leur transformation en amibocytes; comme chez le Surmulot, il y a des plaques cellulaires à un, deux ou trois noyaux,

destinées à la reproduction des cellules ; en somme, rien de nouveau à signaler.

Batraciens. — Chez les Crapauds (*Bufo vulgaris*) adultes et de grande taille, il n'est pas très difficile de trouver les thymus ; ils sont situés sur les côtés de la tête, immédiatement sous la peau, un peu en arrière et au-dessus du tympan, sur le muscle *depressor mandibulæ;* on peut en voir une bonne figure dans Wiedersheim (*Lehrburch der Vergleichenden Anatomie*, p. 352, fig. 381, *A*).

Ce sont de petits corpuscules jaunâtres, irréguliers, de 2 millimètres environ, qu'il est facile d'isoler et de porter sous le microscope, où on peut les examiner après traitement par le carmin osmiqué. Chacun des thymus porte sur l'une de ses faces une artère (pl. I, fig. 20, *ar*) pigmentée en noir, entourée de son lymphatique habituel, et sur l'autre face une veine : l'artère se divise en un grand nombre de capillaires qui enserrent la glande pour aller rejoindre la veine de l'autre côté.

Leydig en a donné une description tout à fait erronée : il n'y a ni lobules ni cavité centrale ; en réalité, c'est une glande compacte, soutenue par un réseau conjonctif très irrégulier et bourrée de cellules à tous les stades de leur évolution. Les amibocytes produits par le thymus gagnent le lymphatique péri-artériel et arrivent ainsi dans l'appareil circulatoire.

Au point de vue histologique, les thymus sont remplis de cellules de 10 μ en moyenne, formées comme toujours d'un gros noyau nucléolé et d'une mince zone protoplasmique réfringente ; on trouve aussi un grand nombre de cellules de 14 μ renfermant deux et même trois noyaux, qui sont les formes dévolues à la reproduction.

Dans les échantillons que j'ai étudiés, j'ai trouvé un très grand nombre de cellules thymiques en voie de division, ce qui démontre, contrairement aux opinions généralement reçues, que les thymus sont des organes lymphatiques très actifs.

FOLLICULES CLOS.

Si les thymus et la thyroïde sont des glandes nettement définies, constantes comme origine, comme rapports et comme anatomie, il n'en est plus de même des glandes qui vont suivre : follicules clos et ganglions lymphatiques; celles-ci ont un caractère de variabilité qui contraste vivement avec la fixité des glandes précitées. Comme nous le verrons dans l'étude morphologique générale, cela s'explique par leur développement : tandis que les thymus et la thyroïde ont une origine fixe et bien déterminée, les follicules clos sont des amas locaux de cellules conjonctives qui se sont spécialisés en glandes lymphatiques ; d'un individu à l'autre, dans la même espèce, le nombre et la position des follicules clos varient dans des limites assez grandes.

Les follicules clos sont de petits corps arrondis, visibles à l'œil nu ou à la loupe, mesurant jusqu'à 2 millimètres ; ils sont disséminés dans tout l'organisme ; on en trouve à la base de la langue, dans les amygdales, mais leur lieu d'élection est l'intestin, où on les trouve, soit isolés, soit réunis par groupes plus ou moins considérables, formant les plaques de Peyer.

Plaques de Peyer. — On peut les étudier facilement dans l'intestin grêle du Surmulot (*Mus decumanus*), où les plaques de Peyer sont formées d'un petit nombre de follicules clos (8 à 10). On détache le fragment d'intestin où se trouve la plaque ; on fixe et on colore au carmin osmiqué. Après avoir examiné la pièce de champ, on peut ensuite en faire des coupes horizontales qui complètent les résultats fournis par l'étude précédente.

La plaque de Peyer, d'environ 8 millimètres, est entourée d'un réseau lymphatique assez serré (pl. III, fig. 3, *l*), qui se trouve immédiatement en dessous de l'épithélium intestinal ; on voit facilement qu'au niveau de chaque follicule clos, les lymphatiques se jettent dans celui-ci et se perdent bientôt dans son épaisseur. Dans les magnifiques planches que M. Sappey consacre aux plaques de

Peyer (*Anatomie et Iconographie des lymphatiques*, pl. I, fig. 18; pl. XXXII), on verra également que les lymphatiques partent des follicules, qui constituent leur lieu d'origine, bien que les dispositions anatomiques soient notablement différentes chez l'Homme et le Surmulot. Par les coupes, on constate que le follicule clos a la forme d'une lentille biconvexe, faisant légèrement saillie à la surface de l'intestin et abordée par les lymphatiques suivant son plan diamétral. Ceux-ci naissent à la périphérie de la glande, comme les lymphatiques du thymus, et ne pénètrent pas bien avant à l'intérieur. Ils forment un réseau serré, dont les canaux ont environ 30 μ de diamètre, et contiennent, après l'action de l'alcool et d'autres réactifs, un coagulum et d'assez nombreux amibocytes provenant évidemment des follicules clos dont ils dépendent.

Les plaques de Peyer sont richement vascularisées ; les veines et les artères se divisent en capillaires qui forment une auréole irrégulière sur le pourtour de chaque follicule clos.

Le follicule clos est soutenu par une trame conjonctive très fine, un peu plus lâche vers le centre, qui soutient les cellules (pl. III, fig. 7, *f*). En somme, la constitution est identique à celle du thymus, à cela près que ce dernier, étant plus volumineux, nécessite un squelette conjonctif plus résistant. D'ailleurs, quand le thymus est divisé en petits lobes, comme cela arrive chez le Surmulot, chacun de ceux-ci est presque identique à un follicule clos.

Quant aux cellules, elles sont tout à fait semblables à celles du thymus ; on rencontre toutes les phases de transformation, depuis le noyau, entouré d'une mince couche protoplasmique, jusqu'à l'amibocyte parfait, rempli de granules de ferment albuminogène ; je ne m'y arrêterai donc pas plus longtemps.

La distribution des follicules clos dans l'intestin présente des particularités très intéressantes ; comme je l'ai dit plus haut, ils sont remarquables par leur variabilité. Chez un grand nombre de Surmulots, on trouve seulement trois plaques de Peyer, une sur le duodénum, une à l'extrémité du cæcum et la troisième sur le rectum ;

mais il est des individus chez lesquels on ne peut en trouver une seule et d'autres qui en possèdent quatre, à des places différentes.

Chez les Lapins et les Lièvres, Rongeurs pourtant assez voisins du Surmulot, les follicules clos sont disposés d'une façon toute différente : au point où l'iléon s'abouche avec le cæcum, on voit une poche arrondie, proéminente, de 3 centimètres de haut, qui est formée d'un nombre considérable de follicules clos pressés les uns contre les autres ; c'est ce que les anciens anatomistes appelaient *sacculus rotundus*. Le cæcum, qui, comme on le sait, est fort volumineux et très long (45 centimètres chez le Lièvre) chez ces Rongeurs, se termine par une portion cylindrique[1], d'environ 12 centimètres de long, blanchâtre, lisse, tranchant nettement par sa couleur avec le reste du cæcum ; cette partie terminale n'est qu'une gigantesque plaque de Peyer, formée de follicules volumineux, richement vascularisés, qui, d'après un calcul forcément approximatif, sont au nombre d'environ 43 000 (chiffre certainement bien au-dessous de la vérité).

Bien qu'ayant toujours pour base le follicule clos typique, la structure du *sacculus rotundus* et de la portion terminale du cæcum diffère notablement de celle d'une plaque de Peyer comme je l'ai décrite précédemment ; la figure 1, planche III, représente une coupe transversale de cæcum de Lapin ; comme on le voit, les follicules clos, de forme ovoïde, ne sont plus aplatis, étalés, comme dans la plaque de Peyer, mais bien plutôt dressés ; chacun d'eux est surmonté d'une glande en forme de bouteille à col court, simple invagination de l'épithélium intestinal ; en effet, quand on regarde de champ la paroi interne du cæcum, on voit un petit orifice au-dessus de chaque follicule clos.

L'épithélium intestinal, d'abord formé de cellules assez hautes (pl. III, fig. 2, *e*) dessine une espèce de tourie (qu'on me pardonne la comparaison en faveur de son exactitude), dont le fond serait soulevé par le follicule clos ; sur ce fond, les cellules intesti-

[1] Voir dans l'ouvrage de M. Sappey, pl. XXXIII, fig. 3 et 4.

nales reposant immédiatement sur le substratum conjonctif du follicule sous-jacent, sont beaucoup moins hautes, presque cubiques. Ces cellules, examinées à l'état frais ou après l'action du carmin osmiqué (pl. III, fig. 2, *e*), renferment un gros noyau ovoïde et de nombreuses granulations jaunâtres, réfringentes, qui ont certainement un rôle dans la digestion cæcale; elles portent un épais plateau très net, et sont solidement unies entre elles, en se moulant les unes sur les autres, ce qui explique l'irrégularité de leurs formes; elles reposent immédiatement sur le tissu conjonctif sous-jacent. Cette glande cæcale ou intestinale est donc une glande en tube, à une seule rangée de cellules.

Les follicules clos sont séparés les uns des autres par des piliers conjonctifs, ayant sur la coupe une forme triangulaire et à l'intérieur desquels cheminent les lymphatiques et les vaisseaux sanguins. Sur à peu près la moitié de leur hauteur, les follicules ne sont plus libres, mais bien plongés dans du tissu conjonctif très fibreux, richement vascularisé; enfin, par leur fond, ils reposent sur les deux couches musculaires de l'intestin, recouvertes du péritoine.

Les vaisseaux sanguins donnent des capillaires qui, comme ceux des plaques de Peyer, se disposent en couronne autour de chaque follicule clos, ce qui rend leurs limites faciles à distinguer. Quant aux lymphatiques, ils sortent du follicule surtout vers le milieu de sa hauteur, puis ils remontent vers un réseau superficiel tout à fait semblable à celui des plaques de Peyer ordinaires[1].

Il est presque inutile de dire que ces follicules clos ont la disposition habituelle : fine trame conjonctive couverte de cellules, qui montrent très nettement toutes les phases de transformation en amibocytes parfaits.

Chez le Hérisson (*Erinaceus europæus*), l'intestin présente un petit nombre de plaques de Peyer (cinq ou six), mais remarquablement belles et grandes (jusqu'à $3^{cm},5$ de longueur), comprenant de 50 à

[1] Frey a décrit les lymphatiques des follicules clos du Lapin; mais je crois que sa description n'est pas parfaitement exacte.

360 follicules clos; chez l'unique individu que j'ai disséqué, elles étaient placées sur le duodénum et surtout sur le gros intestin. Tout ce que j'ai décrit pour le Surmulot peut s'appliquer exactement au Hérisson ; les lymphatiques forment un réseau serré, très net entre les divers follicules, et dont les branches aboutissent à ceux-ci, comme planche III, figure 3. Comme chez le Surmulot et le Lapin, le nombre des follicules clos isolés est très petit; la disposition typique des glandes lymphatiques dans l'intestin est évidemment la plaque de Peyer.

Vertébrés inférieurs. — On trouve encore des follicules clos, soit isolés soit agminés en plaques de Peyer, chez les Oiseaux (Pigeon) et chez les Reptiles ; mais ils disparaissent complètement chez les Batraciens. A mon avis, il existe pourtant, dans l'intestin de ces animaux, d'importants appareils qui produisent des amibocytes, mais qui ne sont pas spécialisés en follicules. Si l'on fait des coupes dans le duodénum d'un Crapaud ou d'un Triton, par exemple, là où la paroi est blanchâtre, assez épaisse, on peut être certain de trouver des amas de cellules conjonctives qui présentent différentes phases de transformation ; la figure 4, planche III, représente une coupe ainsi pratiquée, montrant l'épithélium intestinal, formé de hautes cellules à plateau, surmontant une épaisse couche conjonctive, limitée en bas par les muscles circulaires de l'intestin. Cette zone moyenne, très vasculaire, montrant surtout les capillaires destinés à la nutrition de l'épithélium intestinal (*c*), contient aussi des cavités que je rapporte au système lymphatique, le tout est plongé dans une masse de fibrilles conjonctives et de noyaux identiques, comme taille et comme caractères, aux noyaux des amibocytes ; de place en place, on en voit qui sont entourés d'une couche plus épaisse de protoplasma granuleux ; ce sont des cellules mûres, prêtes à passer dans la circulation.

Quand on regarde de champ cette même partie de l'intestin, par la face interne, on voit, surtout chez le Triton, que ces noyaux ne se disposent pas en follicules ; toutefois ils forment par places des

amas irréguliers, qui sont les premiers indices d'une concentration, d'une différenciation plus grande.

GANGLIONS LYMPHATIQUES.

Jusqu'ici les glandes lymphatiques que nous avons examinées ont pour caractère commun d'être un lieu d'origine pour les vaisseaux excréteurs ; il n'en est plus de même pour les ganglions lymphatiques, qui sont simplement situés sur le trajet de vaisseaux, qui s'ouvrent à leur intérieur. Cette différence, d'ordre morphologique, a une certaine influence sur l'anatomie des ganglions, comme nous le verrons tout à l'heure. Comme pour les follicules clos, nous pouvons noter une grande variabilité comme position et comme nombre.

Les ganglions lymphatiques se présentent sous deux formes, très dissemblables en apparence, identiques quant au fond. Tantôt ils sont très nombreux et fort petits, ramassés par groupes ou isolés : l'Homme fournit le meilleur type de cette conformation ; tantôt ils sont peu nombreux, mais d'une taille parfois considérable : le Surmulot (*Mus decumanus*), le Hérisson (*Erinaceus europæus*) et le Chien, nous fournissent un excellent exemple de cette disposition, qui est probablement la plus fréquente chez les Mammifères, car on la signale aussi chez le Daman (Meckel et George), les Antilopes (Gegenbaur), le Phoque et le Dauphin ; elle existe à un degré moins accentué chez les Lièvres et les Lapins, où on trouve souvent un mélange de petits ganglions (comme ceux de l'Homme) et de gros, comme ceux du Surmulot.

Chez le Surmulot (pl. III, fig. 8, *g*), on trouve, sur le mésentère et parallèlement au côlon, un groupe de glandes volumineuses entourées de tissu adipeux : ce sont les ganglions lymphatiques, toujours peu nombreux (cinq ou six) ; la disposition que j'ai représentée n'est naturellement pas constante ; chez quelques individus, on trouve le groupe remplacé par un seul ganglion très allongé et unique de 3 centimètres de long ; ce qui est une taille au moins

égale à celle des ganglions humains[1] (malgré l'énorme différence de volume du Surmulot et de l'Homme). Outre ces ganglions mésentériques, on en trouve encore un groupe de deux sous le rectum, bien au-dessous des reins ; d'autres sur l'épiploon gastro-splénique ; d'autres encore, très volumineux, à la région cervicale. Je le répète, ces glandes sont absolument différentes, comme aspect, de celles de l'Homme, et on a peine à croire, au premier abord, que ce soient des ganglions lymphatiques.

Chez le Hérisson (*Erinaceus europæus*), on trouve sur le mésentère, entre le côlon et le duodénum, une longue glande, légèrement noirâtre, assez irrégulière de forme, d'environ 5 centimètres de long, qui représente la chaîne de ganglions que nous venons de décrire chez le Surmulot ; elle est accompagnée par quelques petits ganglions de 2 à 5 millimètres situés près de l'estomac. Tous les ganglions des parois du corps sont également assez volumineux et légèrement pigmentés en noir. Le Hérisson montre donc à peu près la même disposition que le Surmulot, avec une concentration encore plus grande des ganglions mésentériques.

Chez le Lièvre (*Lepus vulgaris*), j'ai trouvé aussi sur le mésentère un groupe de trois ou quatre gros ganglions, mesurant $2^{cm},5$, rappelant tout à fait ceux du Surmulot ; la disposition est moins accentuée chez le Lapin, où les ganglions augmentent de nombre en même temps qu'ils diminuent de volume ; chez cette dernière espèce, on en trouve aussi de forts petits (1 millimètre), identiques à ceux de l'homme.

Chez le Chien, où ils sont connus depuis longtemps, les ganglions mésentériques forment une masse volumineuse allongée, qu'on a appelée bien improprement *pancréas d'Aselli* ; il en est de même pour les Antilopes, le Phoque et le Dauphin. Chez un jeune Chien, j'ai vu deux gros ganglions lombaires, comme chez le Surmulot.

Anatomie des ganglions lymphatiques.— Nous allons d'abord étudier

[1] Les ganglions lymphatiques de l'Homme mesurent depuis un quart de millimètre jusqu'à $2^{cm},7$.

le type le plus fréquent, les ganglions volumineux, comme ceux du Chien et du Surmulot, dont l'anatomie est d'ailleurs plus facile à élucider.

Quand on regarde, sur l'animal frais ou sur le vivant, un des gros ganglions mésentériques de l'une de ces espèces (pl. III, fig. 8, *g*), on voit qu'ils sont richement vascularisés ; les capillaires sanguins dessinent à la surface de ces organes des aréoles irrégulières, qui rappellent vaguement les plaques de Peyer, mais l'analogie s'arrête là ; nous verrons tout à l'heure à quoi tient cette apparence lobée des ganglions, plus ou moins accentuée suivant les individus.

Si on fait le même examen lorsque l'animal est en pleine digestion, on voit alors très bien les lymphatiques afférents et efférents remplis de chyle blanc ; le ganglion est lui-même injecté de chyle dans toute son épaisseur. Quand on le coupe rapidement, on constate que le chyle n'est pas répandu uniformément dans la masse, mais suit au contraire un trajet irrégulier, aréolaire, qui correspond à peu près à celui des capillaires sanguins.

C'est tout ce que peut nous apprendre l'examen sur l'animal frais, il faut avoir recours au procédé des coupes, qui sont très faciles à pratiquer (fixation à l'alcool picrique, coloration au picrocarmin de Ranvier, durcissement et inclusion dans la paraffine). La figure 5, planche III, qui se rapporte au Surmulot, montre un type véritablement caractéristique : le ganglion, enveloppé par une couche de tissu conjonctif aréolaire appartenant au mésentère et contenant les vaisseaux sanguins et lymphatiques, présente des zones très colorées, plongées dans un tissu beaucoup plus lâche et beaucoup moins teinté; ce mélange de deux parties si différentes saute aux yeux au premier abord. Les rognons colorés, très irréguliers comme volume et comme forme, mais beaucoup plus nombreux à la périphérie qu'au centre du ganglion, sont des amas de cellules lymphatiques rassemblées presque toujours autour d'un vaisseau sanguin : ce sont les parties véritablement actives du ganglion, c'est là que se déve-

loppent en grand nombre les amibocytes; enfin la nutrition y est plus active qu'ailleurs, en raison de la riche vascularisation de ces rognons. Les parties plus lâches et moins colorées représentent le trajet de la lymphe (ou du chyle); c'est un tissu conjonctif aréolaire, qui porte aussi des cellules lymphatiques, mais qui, au point de vue de la formation des amibocytes, est incomparablement moins actif que les rognons colorés. La lymphe, et c'est là un point important sur lequel je désire appuyer, la lymphe, dis-je, ne pénètre point dans les parties compactes, elle suit le trajet dessiné par les parties lâches interposées, trajet mal endigué, mais constant, comparable au cours du sang dans les lacunes du corps d'un Arthropode; les amibocytes mûrs formés dans les parties compactes passent de celles-ci dans les parties lâches où ils sont emportés par la lymphe efférente; ce trajet se fait de leur propre mouvement ou par une *vis à tergo* spéciale, absolument comme pour les amibocytes de la thyroïde, du thymus ou des follicules clos, qui passent de même dans les lymphatiques excréteurs. Sur l'animal tué en pleine digestion, on peut facilement se convaincre de la vérité de mon assertion : on voit parfaitement le chyle suivre un trajet aréolaire, en circonscrivant des espaces irréguliers qui ne sont autres que les parties compactes dont je viens de parler; sur les coupes, on trouve de même dans le tissu lâche un coagulum granuleux qui correspond au chyle, tandis que dans les rognons compacts on voit de l'albumine analogue à celle des vésicules thyroïdes et formée dans le ganglion même: il n'y a donc pas passage de la lymphe dans les parties pleines, mais seulement imbibition par contact. Si l'on considère comme centre le vaisseau sanguin, qui est généralement l'axe de l'amas de cellules, on pourra dire que les cellules mûres suivent une direction centrifuge pour se rendre dans le tissu aréolaire, tandis que l'imbibition partant de ce dernier suit une direction centripète.

Rapports des lymphatiques. — On a longtemps discuté pour savoir si les lymphatiques s'ouvraient dans les ganglions, ou si, au con-

traire, ils s'y pelotonnaient sans perdre leur paroi; il suffit d'une injection ou plus simplement encore d'examiner un ganglion chez un animal en digestion, pour se convaincre que le chyle se répand bien dans les interstices du tissu aréolaire; les lymphatiques afférents perdent leur paroi presque aussitôt entrés dans le ganglion, vers la périphérie; la lymphe qu'ils contiennent suit le trajet dessiné par le tissu aréolaire interposé entre les parties compactes, en entraînant les globules mûrs qui y sont arrivés, puis passe dans les lymphatiques efférents, dont la paroi se reforme plus ou moins profondément dans le ganglion.

Comme l'a remarqué Robin, le chyle, peu coagulable à l'origine des vaisseaux chylifères, le devient davantage après avoir traversé les ganglions mésentériques. Cela est tout naturel, si l'on pense à la fonction albuminogène du ferment des amibocytes, ferment qui se forme en abondance dans les ganglions lymphatiques.

Histologie.— Il est à peine besoin, je pense, d'insister sur la composition histologique du ganglion. Les rognons compacts sont formés d'une trame conjonctive très fine, bourrée de cellules lymphatiques; la figure 7, planche III, montre cette trame très grossie, avec un peu moins de cellules qu'en réalité. Le tissu aréolaire est formé d'une trame beaucoup plus lâche, qui porte aussi de nombreux noyaux. Les cellules sont toutes semblables et identiques à celles que nous avons déjà vues dans les follicules clos et le thymus du Surmulot : noyau contenant un ou plusieurs nucléoles et entouré d'une mince zone protoplasmique réfringente; il est très facile de constater, par le traitement au carmin osmiqué, le développement en amibocytes et l'accumulation autour du noyau des granules de ferment albuminogène; je n'insisterai donc pas plus sur ce point.

Comparaison avec divers Mammifères. — L'anatomie des ganglions lymphatiques, si bien caractérisée chez le Surmulot, s'étend facilement aux autres animaux; chez le Lapin, les rognons compacts ne sont pas si distincts, mais forment une masse très contournée, per-

cée et entourée de toutes parts par le tissu aréolaire, trajet suivi par la lymphe. Chez le Chien et le Hérisson, dans les gros ganglions du pancréas d'Aselli (pl. III, fig. 6), la disposition est plus semblable à celle du Surmulot; les parties compactes forment une épaisse zone périphérique, puis se divisent vers l'intérieur en très nombreux et très petits rognons.

Les petits ganglions lymphatiques (Homme, Lapin) ont une structure identique; comme dans les gros ganglions, la lymphe ne les remplit pas entièrement, mais suit un trajet irrégulier, en *épargnant* de place en place des parties actives.

Comme nous l'avons vu (Chien, Hérisson, Surmulot), il arrive souvent que les parties compactes sont plus serrées à la périphérie du ganglion qu'au centre, ce qui a fait croire à l'existence d'une zone médullaire centrale, ce qui est absolument erroné ; ce nom ne répondant à rien d'exact, il serait utile de l'abandonner.

Origine et homologies des ganglions lymphatiques. — Les ganglions lymphatiques sont des amas de cellules lymphatiques, s'accumulant en divers points du corps au voisinage des lymphatiques, qui plus tard s'ouvrent à leur intérieur, de manière à former des vaisseaux afférents et efférents : c'est le même mode de développement que pour les follicules clos : donc un ganglion est homologue à un follicule clos, quelles que soient les différences de taille et de composition. Seulement, tandis que ce dernier constitue un lieu d'origine pour les lymphatiques, le ganglion est simplement interposé sur le trajet de ceux-ci ; cette différence n'est pas si considérable ni si importante qu'on pourrait le croire; il y a bien des cas où il est impossible d'établir une ligne de démarcation absolument nette ; ainsi



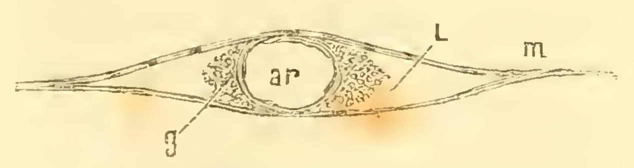
Ganglion mésentérique de Lapin.
c, capillaires ; *l*. lymphatique ; *m*. mésentère ; *g*, ganglion.

dans la figure du texte qui représente un petit ganglion mésentérique (1^{mm}) du Lapin, il est bien évident qu'il n'y a pas de lymphatiques afférents, et que les vaisseaux qui sortent du ganglion pour se jeter dans le chylifère (*l*) qui le longe, y prennent bien leur origine : ce ganglion est donc identique à un follicule clos. D'autre part, il y a bien des follicules clos (plaques de Peyer du Surmulot, du Hérisson, etc.) qui sont simplement interposés sur le trajet de lymphatiques (pl. III, fig. 3, *g*). Toutefois la distinction en follicules et ganglions, quoique inexacte au point de vue morphologique, est très utile à conserver pour la commodité des descriptions générales.

Vertébrés inférieurs. — On sait que, chez les Oiseaux, les ganglions lymphatiques disparaissent à peu près complètement; on ne trouve plus qu'un groupe cervical sur les côtés de la tête, qui, à la vérité, est fort actif et m'a montré nettement la formation des amibocytes. Chez les autres Sauropsidés, les Batraciens, la plupart des Poissons, on ne trouve plus de ganglions; chez les Batraciens, j'ai trouvé une disposition qui les remplace et qui n'existe jusqu'à présent que chez ces animaux.

On sait que chez les Grenouilles, les Crapauds, les Tritons, etc., les lymphatiques, comme Rusconi l'a reconnu le premier, entourent la plupart des artères, de sorte que dans une vue de champ (pl. IV, fig. 1, *l*) on voit de chaque côté de l'artère une ligne peu distincte qui marque la limite du lymphatique périvasculaire.

Ceci posé, si on examine soit un mésentère sur l'animal vivant, par divers procédés classiques, soit un mésentère fixé à l'acide osmique et coloré au carmin, ce qui est plus commode, on voit



Coupe transverse d'une artère (*ar*) entourée de sa couche lymphatique (*g*) ; *l*, lymphatique ; *m*, mésentère.

que la paroi artérielle présente une épaisseur exceptionnelle; elle est limitée par l'endothélium habituel et par une mince couche musculaire à noyaux fusiformes, allongés dans le sens de l'artère; puis, en dehors,

se trouve une couche de tissu conjonctif et de noyaux (pl. IV, fig. 2, *g*), baignant directement dans le lymphatique, qui devient parfois très net lorsqu'il s'est produit une diapédèse d'hématies dans le cours de la préparation. Cette couche lymphatique (je puis l'appeler de ce nom, car, en somme, elle représente le ganglion, sous une forme bien différente, il est vrai), cette couche est formée d'un substratum amorphe de substance conjonctive, rempli de noyaux pressés les uns contre les autres, qui présentent tous les caractères des noyaux d'amibocytes; ils se transforment certainement en globules blancs et tombent dans le lymphatique périvasculaire, où on voit se déplacer des globules parfaitement mûrs.

Chez les Batraciens, les follicules clos intestinaux et les ganglions lymphatiques sont donc représentés par des amas non figurés de noyaux, les uns épars dans la couche conjonctive de l'intestin (pl. III, fig. 4), les autres rassemblés le long des vaisseaux artériels mésentériques (pl. IV, fig. 1 et 2). Ce qui prouve bien l'homologie de cette couche cellulaire avec les ganglions lymphatiques, c'est qu'elle n'existe bien nette que sur les vaisseaux mésentériques du tube digestif et des organes adjacents (rate, etc.); on n'en trouve point sur les artères périphériques, où souvent elle est remplacée par un manchon de cellules pigmentaires d'un beau noir (voir thymus de Crapaud, pl. I, fig. 20, et thyroïde de Triton, pl. II, fig. 3).

Plusieurs auteurs ont vu ces manchons lymphatiques, qui sautent aux yeux lorsqu'on examine le mésentère sur l'animal vivant, mais ils les ont parfois bien singulièrement interprétés; ainsi je pense que Cohnheim a pris une artère entourée de son manchon lymphatique, pour une veine dont les globules blancs seraient en voie de diapédèse; c'est du moins ce qui semble le plus probable quand on considère la figure qu'il a donnée (voir *Nouveaux éléments de physiologie humaine*, tome I, par Beaunis, pag. 463, fig. 109).

RATE.

Après l'examen que nous avons fait des ganglions lymphatiques, il sera facile d'élucider la structure de la rate; on peut dire que la rate n'est qu'un gros ganglion lymphatique, dans lequel le courant de la lymphe est remplacé par le sang, les artères jouant le rôle des lymphatiques afférents, les veines celui des efférents.

Mais si comme structure, la rate est à peu près identique à un ganglion lymphatique, il n'en est pas de même comme histologie; tandis que le second produit simplement des amibocytes, la rate produit à la fois des amibocytes et des hématies.

Nous allons d'abord examiner la structure de la rate, puis l'évolution des éléments qu'elle produit.

Structure de la rate. — Contrairement au plan que nous avons suivi jusqu'ici j'examinerai l'anatomie de la rate en commençant par les Vertébrés inférieurs; les dispositions y sont plus simples.

Chez un *Triton vulgaris*, animal d'assez petite taille, la rate a la forme d'une languette aplatie; elle est assez petite (4^{mm} 1/2) et assez translucide pour qu'on puisse l'examiner à un faible grossissement, encore attenante à l'animal immobilisé par le chloroforme; je n'appuie pas sur les détails pratiques, chacun peut les imaginer soi-même. On voit alors facilement la rate, soutenue par un repli mésentérique, contenant la veine et l'artère spléniques, cette dernière entourée complètement par un tronc lymphatique périvasculaire (pl. IV, fig. 11). L'artère, plus petite que la veine et couverte d'un manchon lymphatique, pénètre dans la rate, se divise en plusieurs petites branches, ouvertes à leur extrémité; on voit les globules sanguins rouler dans les interstices de la rate (pl. IV, fig. 11, *tl*) en suivant un trajet très irrégulier, qui finit par les ramener aux orifices veineux, d'où ils passent dans la veine splénique avec les cellules mûres entraînées par le courant sanguin. Cet examen si simple et si normal de la rate vivante nous montre deux choses indéniables : 1° le sang

tombe dans des interstices conjonctifs, de même que la lymphe dans les ganglions, ou, pour parler autrement, les artères sont ouvertes à leurs extrémités, ainsi que les veines efférentes : c'est là un fait démontré depuis longtemps, d'ailleurs, et sur lequel je n'ai pas besoin d'appuyer ; 2° le sang ne remplit pas uniformément la rate ; il suit certains trajets irréguliers, mais déterminés, de sorte qu'il *épargne* des places remplies de cellules serrées les unes contre les autres et qui paraissent blanchâtres sur le vivant. La disposition de ces parties blanches (pulpe blanche) et de la pulpe rouge est excessivement variable, comme on peut aisément le supposer ; chez un autre Triton, par exemple, on ne verra pas aussi nettement le trajet sanguin que dans la figure 11, la pulpe rouge sera plus périphérique, mais *toujours*, sans exception aucune, on peut constater sur le vivant un mélange plus ou moins bien dessiné des deux parties.

Chez tous les animaux, on retrouve ainsi un mélange plus ou moins égal de pulpe rouge et de pulpe blanche ; ainsi le *Bombinator igneus* (Leydig) présente au centre de la rate un rognon de pulpe blanche entouré complètement par le courant sanguin. Chez la Couleuvre à collier, les Lézards, les rates paraissent blanchâtres, cela est dû à la grande prédominance de la pulpe blanche, traversée par de minces courants sanguins ; chez les Oiseaux, la rate est très rouge ; cela tient à ce que la pulpe blanche est divisée en petits grains recouverts de toutes parts par la pulpe rouge.

Chez les Mammifères, on peut constater absolument les mêmes faits ; chez les jeunes Surmulots, dont la rate a la forme d'une languette allongée et aplatie, on peut bien voir sur l'organe frais et entier que le sang circonscrit de place en place des espaces blanchâtres qu'il ne pénètre pas ; dans une coupe rapidement faite, ces petits amas blanchâtres plongés dans la pulpe rouge sont fort apparents : ce sont ces amas que l'on a appelés corpuscules de Malpighi et sur la nature desquels on a émis tant d'hypothèses. Quand on les examine sur des coupes bien colorées, après avoir lavé la rate par un courant d'eau salée, de façon à entraîner une bonne partie des glo-

bules sanguins, on voit que ce sont des groupements compacts de cellules lymphatiques, généralement réunies autour d'un vaisseau sanguin axile; ces corpuscules de Malpighi s'unissant les uns aux autres, sont excessivement irréguliers de forme (pl. IV, fig. 12, *g*) et sont entourés d'un tissu plus lâche, aux cellules moins nombreuses, qui est exclusivement parcouru par le courant sanguin. Qu'on compare maintenant avec le ganglion lymphatique : le chemin suivi par la lymphe est homologue à celui que parcourt le sang; les rognons compacts des ganglions correspondent exactement aux corpuscules de Malpighi de la rate ; c'est dans les parties lâches du ganglion que s'ouvrent les lymphatiques ; de même, pour la rate, c'et dans la pulpe rouge que s'ouvrent les artères et les veines.

Ce qui a rendu si obscurs l'anatomie et le rôle des corpuscules de Malpighi de la rate, c'est l'emploi de procédés de préparation dépourvus de toute rigueur ; on prétend souvent, et les figures qui le représentent sont classiques (Frey, *Traité d'Histologie*, fig. 389), que les corpuscules précités sont de petits corps arrondis, suspendus aux artères et formés par une expansion particulière de leur membrane celluleuse; effectivement par le lavage de la rate et une longue macération, on arrive à détacher les artères portant de petits corps irréguliers (bien plus qu'on ne le figure), qui ne sont nullement des corpuscules autonomes différenciés, mais bien des amas de pulpe blanche groupés autour du vaisseau qui assure leur nutrition (comme nous l'avons vu pour les ganglions lymphatiques). Ce qu'on obtient par un procédé aussi artificiel et donnant des résultats aussi faux que la macération, on ne pourrait pas en voir la moindre trace en agissant soit sur le frais, soit sur des échantillons fixés d'une manière rigoureuse. Leydig avait déjà vu que ces corpuscules ne pouvaient être facilement isolés, qu'ils se fondaient pour ainsi dire, quand on essayait de les porter sur une lamelle ; en effet ces amas sont continus avec la pulpe rouge et ne sont nullement entourés d'une membrane distincte. C'est pourquoi je trouve que le nom de corpuscules de Malpighi, qui ne répond à rien d'exact, doit être rejeté ; il est

bien préférable de se servir du terme de pulpe blanche, qui ne donne prise à aucune ambiguïté.

En résumé, la rate présente absolument la structure d'un ganglion lymphatique, quoique plus difficile à élucider : elle est parcourue par un courant sanguin, non endigué, irrégulier, mais constant (c'est-à-dire que chez un individu donné, le sang suit toujours le même trajet dans la rate), qui *épargne* de place en place des amas irréguliers de cellules, généralement groupés autour d'artères, qui constituent la pulpe blanche (*alias* corpuscules de Malpighi).

On conçoit que la proportion de la pulpe blanche et de la pulpe rouge varie presque à l'infini ; tandis que la première forme d'assez gros nodules chez le Surmulot, elle est divisée en petits grains chez le Chien, le Hérisson (on peut remarquer à peu près le même rapport pour les ganglions lymphatiques de ces animaux).

Je ne m'arrêterai pas sur la structure de la charpente conjonctive de la rate ; très serrée et très fine dans la pulpe blanche, elle est plus lâche et plus aréolaire dans les parties parcourues par le sang. Le Chien offre un développement remarquable du tissu conjonctif de la rate, qui est dure et résistante au toucher ; dans les coupes (pl. IV, fig. 12, *f*) on aperçoit toujours de gros piliers conjonctifs très solides, généralement parcourus par les vaisseaux sanguins, qui traversent la rate en tous sens ; quand on lave l'organe par un fort courant d'eau, tous les éléments cellulaires ayant disparu, il reste une sorte d'éponge, très élastique et résistante, formée par la trame conjonctive.

Artères, veines, lymphatiques. — Il est absolument prouvé que les veines et les artères, après s'être divisées un certain nombre de fois, s'ouvrent dans la pulpe rouge par des orifices latéraux et par leurs extrémités, comme on peut le constater sur le vivant chez le Triton ; leur endothélium s'arrête aux bords de l'orifice, leur tunique celluleuse se continue avec les trabécules de la rate, de sorte qu'une injection poussée dans la pulpe rouge passe toujours dans les veines. Pour les détails, je renverrai aux différents travaux qui ont traité de

la rate (W. Müller, Frey, Stieda, Pouchet et, spécialement pour les Poissons et les Batraciens, au travail de M. Phisalix[1]).

Quant aux lymphatiques, les uns périphériques, les autres profonds, il est bien certain qu'ils ne s'ouvrent pas dans la pulpe rouge, puisqu'ils ne contiennent aucune hématie; quand on pousse avec force une injection dans la rate, de façon à ce que celle-ci se gonfle, il ne passe pas une goutte de liquide dans les lymphatiques, tandis que les veines et les artères sont entièrement injectées. Mais il est bien probable qu'il y a des lymphatiques profonds qui ont comme origine quelques rognons de pulpe blanche, avec lesquels ils ont les mêmes rapports qu'avec un follicule clos ; j'ai vu dans une coupe, sur les côtés d'un amas de pulpe blanche, une lacune lymphatique qui reformait sa paroi un peu plus loin. Toutefois cette question n'a jamais été parfaitement élucidée; en tout cas, elle n'a qu'une importance tout à fait secondaire, la rate étant uniquement parcourue par le courant sanguin.

Évolution des éléments cellulaires de la rate. — Comme je l'ai dit précédemment, la rate a une double fonction: d'une part elle forme des amibocytes, comme toutes les glandes lymphatiques, d'autre part des hématies, dont elle est, à mon avis, la source *exclusive*. Ces deux sortes d'éléments se trouvent dans la pulpe blanche et dans la pulpe rouge, les hématies se formant peut-être plus abondamment dans la seconde de ces parties.

Traiter de l'évolution des éléments spléniques, c'est étudier aussi le développement des globules rouges; or, cette question est si controversée, qu'on ne saurait procéder avec trop de méthode et de précision; je vais prendre comme types deux Batraciens, le Triton et la Grenouille, chez lesquels les éléments figurés du sang, vu leur grande taille, sont plus faciles à étudier.

Si l'on prend une rate entière de *Triton vulgaris* et qu'on examine les éléments après l'action du carmin osmiqué et de la glycérine, on

[1] *De la rate chez les Ichthyopsidæ* (*Archives de zoologie expérimentale*, 2e série, t. III, 1885, p. 369).

voit que le contenu (à part les hématies du courant sanguin) est entièrement formé de noyaux entourés d'une zone très minime de protoplasma et mesurant de 8 à 16 μ (pl. IV, fig. 8, *n*; fig. 9, *n*); ces noyaux sont très réfringents sur le vivant et se colorent à peu près uniformément par le carmin; le protoplasma qui les entoure a un contour net, très souvent anguleux (probablement par compression avec les cellules voisines). Souvent l'on trouve des cellules en voie de division (pl. IV, fig. 9, *n'*), ce qui avait été remarqué auparavant par MM. Bizzozero et Phisalix; cela n'a rien qui puisse nous surprendre; il en est de même dans toutes les glandes lymphatiques; mais il faut bien noter que la division des cellules ne se fait que lorsque celles-ci sont encore jeunes, n'ont encore subi aucune différenciation en hématie ou en amibocyte; à mon avis, contrairement aux assertions de MM. Phisalix et Bizzozero, il n'y a jamais division de cellules lorsqu'elles ont commencé à fabriquer du ferment albuminogène ou lorsque leur protoplasma s'est étalé en disque. MM. Bizzozero et Torre[1] paraissent surpris du nombre considérable de noyaux en voie de division qu'ils trouvent dans la rate du Triton; il n'y en a pas plus chez cet animal que dans la rate d'un Oiseau ou d'un Mammifère quelconque, et pas plus que dans n'importe quelle glande lymphatique, le thymus du Crapaud, par exemple; la rate du Triton ne présente donc rien d'exceptionnel sous ce rapport, pas plus que pour le développement des hématies, comme nous le verrons tout à l'heure.

Ces noyaux, presque semblables, vont évoluer de deux façons différentes; les plus petits, de 8 à 10 μ, qui ont un contenu très réfringent et très contourné, paraissant même verdâtres, quittent la rate tels quels, emportés par le courant sanguin; nous verrons ce qu'ils deviendront dans le sang. Les plus gros, de 10 à 16 μ, qui ont un double contour et paraissent moins réfringents que les premiers, s'entourent peu à peu de granules réfringents de ferment albuminogène

[1] *De l'origine des corpuscules sanguins dans les différentes classes de Vertébrés* (*Archives italiennes de biologie*, 1883).

(pl. IV, fig. 9 et 10), acquièrent des mouvements amiboïdes et finissent par se transformer tout à fait en amibocytes; quand ils sont parfaitement mûrs, ils quittent la rate et s'en vont dans le sang accomplir les fonctions qui leur sont dévolues.

Tous les auteurs précédents, Bizzozero, Phisalix, Pouchet, Malassez disent que les globules rouges se forment dans la rate; à l'appui de leur opinion, ils décrivent ou ils figurent tous les passages entre la cellule splénique et le globule rouge adulte : « ... avec un peu d'attention, on reconnaît autour de ce noyau (celui de la cellule splénique) une zone étroite de protoplasma peu réfringent, d'une coloration jaunâtre légère, mais très nette, surtout si l'on a employé le picrocarmin... Cette zone hémoglobique augmente peu à peu à mesure qu'elle se différencie davantage et il se forme de véritables globules sanguins dont le noyau diminue progressivement (Phisalix, p. 446). » En réalité il n'en est pas ainsi, c'est le procédé d'étude employé par la plupart des auteurs précités qui les a induits en erreur; en effet, nous avons vu que si l'acide osmique fixait bien les cellules, le picrocarmin avait l'inconvénient grave de gonfler considérablement le noyau des hématies; pour le cas particulier qui nous occupe, il a encore une autre propriété dont il faut être prévenu : il colore en jaune le protoplasma de la cellule splénique et lui donne une réfringence comparable à celle d'une zone hémoglobique; les auteurs précités ont comparé les hématies normales du sang de passage dans la rate et les éléments propres de celle-ci; ayant d'un côté des cellules spléniques colorées en jaune, de l'autre des hématies à noyaux gonflés (ce qui diminue d'autant la zone hémoglobique), il n'est pas difficile de trouver *artificiellement* tous les passages entre la cellule splénique et l'hématie. Je résume, en disant que *jamais* on ne trouve dans la rate d'intermédiaires directs entre la cellule splénique et l'hématie, comme l'ont décrit à tort MM. Bizzozero et Torre; et que les procédés qui tendent à les établir sont absolument artificiels. En effet, si on étudie une rate dilacérée dans la lymphe, sans l'action d'aucun autre réactif, on ne verra que les deux sortes d'éléments que

j'ai décrits : 1° les noyaux qui se développent en amibocytes ; 2° les noyaux un peu plus petits et plus réfringents, qui s'en vont tels quels dans le sang.

Je puis le dire tout de suite, ces derniers sont les noyaux des futures hématies ; il suffit de prendre une goutte de sang, en quelque partie du corps que ce soit, de l'étendre sur une lamelle qu'on lute ensuite, afin de l'examiner à un fort grossissement (oc. 3, obj. 9 imm. Nachet), pour suivre phase par phase toutes leurs transformations, qui sont fidèlement représentées planche IV, figure 8.

On se souvient que le sang contient des amibocytes à toutes les phases de régression, depuis la cellule parfaitement mûre, pleine de granules de ferment, jusqu'au noyau entouré d'une mince couche protoplasmique; il est assez singulier de constater que les deux espèces d'éléments figurés s'y trouvent représentées, les unes par toutes les transformations descendantes (amibocytes), les autres par toutes leurs transformations ascendantes (hématies). Tandis que l'amibocyte quitte les glandes lymphatiques et la rate à l'état de maturité parfaite, l'hématie sort de ce dernier organe à l'état de noyau.

Il n'est pas toujours très facile de distinguer dans le sang le noyau lymphatique (dernière phase de l'amibocyte) du noyau splénique (première phase de l'hématie) ; en effet, le premier est revenu par régression au point d'où il était parti et d'où part également le second, à savoir le noyau entouré d'une mince couche protoplasmique. Toutefois, avec un peu d'habitude, on remarque que le premier noyau (amibocyte) moins réfringent et à contenu moins bosselé que le noyau hématique, a une taille un peu plus grande (12 μ au lieu de 9 μ); tandis que le premier est entouré d'une mince zone protoplasmique, émettant quelques fins pseudopodes, le second a une enveloppe plus lisse et plus claire. Si, au point de vue histologique, il n'est pas toujours très facile de séparer les deux noyaux, nous verrons qu'il n'en est pas de même au point de vue physiologique, et que *jamais* le noyau de l'amibocyte n'évolue en hématie.

Prenons donc ce noyau hématique, que nous avons trouvé en abondance dans la rate et qui est aussi très fréquent dans le sang, et étudions son évolution (pl. IV, fig. 8, *n*) : d'abord entouré d'une très mince zone protoplasmique, parfaitement lisse, on voit peu à peu celle-ci s'écarter du noyau, de façon à figurer une lentille aplatie de forme circulaire ou elliptique ; à la surface du nucléus, se forment de petits granules réfringents (*gb*) qui s'en détachent pour tomber dans la cavité cellulaire, où ils se déplacent avec de vifs mouvements browniens.

On voit qu'à ce moment, on peut comparer la jeune hématie à une cellule dont la couche protoplasmique est devenue périphérique et fort mince (membrane hématique) et dont le noyau central est entouré d'une vacuole circulaire. Le développement continue ainsi ; il se détache toujours du noyau de nouveaux granules, réfringents, très mobiles dans la cavité de l'hématie, qu'ils parcourent en tous sens ; à mesure qu'il se détache de nouveaux granules, le noyau diminue naturellement d'autant. Enfin, quand la future hématie a atteint environ 25 μ, parfois bien avant ce stade, commence la sécrétion de l'hémoglobine dans la cellule, qui a tout à fait l'aspect d'une hématie adulte, moins la couleur, et qui présente toujours son noyau réfringent et ses granules browniens ; on voit apparaître une teinte générale, aussi légère qu'on puisse l'imaginer, qui est le premier indice de l'hémoglobine. Cette teinte se fonce graduellement et on arrive enfin à une hématie bien colorée (*h''*) ayant cependant son noyau réfringent, bien diminué de volume et ses granules browniens ; ceux-ci se déplacent toujours dans la cavité pleine d'hémoglobine, ce qui montre que celle-ci est dissoute et qu'il n'y a aucun stroma interne ; j'ai même vu, dans une jeune hématie de *Triton marmoratus*, le noyau tourner sur lui-même chaque fois qu'il était heurté par les petits granules en mouvement.

Enfin, l'hématie atteint sa taille adulte (27 μ environ) ; les granules browniens ont entièrement disparu ; l'hémoglobine a sa teinte normale, mais le noyau garde toujours sa réfringence et son aspect

spécial (pl. IV, fig. 8, *h'*) ; son rôle étant terminé, il se laisse envahir peu à peu par l'hémoglobine, devient à peu près incolore en diminuant encore de volume ; l'hématie est arrivée alors à sa forme parfaite.

Physiologie. — L'étude extérieure du développement étant terminée, examinons maintenant les phénomènes intimes qui se passent dans l'hématie ; lorsque celle-ci est encore incolore, la cavité où se déplacent les granules réfringents est évidemment remplie de liquide, qui n'est autre, d'après les lois de l'osmose, que la partie liquide du sang plus ou moins modifiée, mais contenant surtout l'albumine du sérum. Les petits granules browniens, formés par le noyau, ont un rôle des plus importants dans l'hématie, puisque je les ai trouvés chez tous les Vertébrés inférieurs, depuis les Poissons jusqu'aux Oiseaux ; chez les Mammifères, ils sont remplacés par la substance même du noyau. C'est en grand nombre qu'on les voit se détacher du noyau avant la formation de l'hémoglobine, pour disparaître lorsque celle-ci est entièrement formée. Pour moi, il est évident que les granules browniens (qui ne sont au fond que des parties du noyau) jouent un rôle actif dans la production de l'hémoglobine ; mais, de là, à descendre plus intimement dans l'étude du phénomène, il y a encore beaucoup de chemin à faire.

On sait que l'hémoglobine résulte de la combinaison d'un albuminoïde (96/100) avec l'hématine, pigment qui contient tout le fer. Les granules sont-ils les agents de la combinaison de l'albuminoïde et du pigment, ou se combinent-ils eux-mêmes à l'albumine du sérum, en apportant tout le fer du noyau, pour former l'hémoglobine ? Il est difficile de répondre avec certitude ; toutefois, il est infiniment probable que la seconde hypothèse est la seule vraie, et que tout le fer du noyau passe dans l'hémoglobine de l'hématie. Sans cette supposition, il serait fort difficile de s'expliquer la diminution considérable qu'éprouve le noyau, et à plus forte raison, sa disparition complète chez les Mammifères. Toujours est-il, et il est nécessaire de bien appuyer sur ce point, que l'hémoglobine apparaît toute

formée dans un liquide primitivement incolore et qu'elle se concentre peu à peu à mesure que les granules browniens disparaissent.

Observations. — On voit que j'ai suivi point par point toutes les transformations, depuis le noyau splénique jusqu'à l'hématie parfaite ; on peut les suivre dans le sang d'un Triton, pris en n'importe quel endroit du corps ; naturellement le sang sortant de la rate est plus riche en noyaux spléniques que le sang qui y entre.

J'ai pris le Triton comme type, car la plupart des auteurs qui l'ont étudié le désignent comme un bon exemple du développement direct dans la rate ; j'ai montré précédemment les erreurs d'interprétation qui avaient conduit à cette théorie ; il n'y a pas de développement direct dans la rate, mais bien divers stades de transformation qui s'opèrent dans le sang, comme je viens de le décrire.

Chez les Batraciens, j'ai examiné le sang des *Triton vulgaris, cristatus* et *marmoratus*, du *Bombinator igneus*, du *Bufo vulgaris* et de la *Rana esculenta,* ainsi que les têtards des deux dernières espèces ; chez tous, j'ai retrouvé le même mode de développement des hématies[1]; je n'ai donc rien à ajouter à la description précédente.

Si le procédé d'étude est simple, l'observation des hématies incolores est souvent extrêmement difficile, en raison du peu de réfringence du disque ; je conseille de faire cette recherche par une bonne lumière, à un fort grossissement, surtout chez les Batraciens anoures.

Origine du noyau initial des hématies. — Comme je l'ai déjà dit plusieurs fois, les noyaux initials des hématies sont des noyaux spléniques, qui sortent tels quels de la rate pour passer dans le sang ; mais j'ai fait également remarquer qu'il y avait une ressemblance assez grande (quoique incomplète) entre le noyau hématique et le noyau résultant de la régression des amibocytes ; cela se comprend,

[1] Les hématies incolores ont été vues, chez la Grenouille, par Vulpian, Golubew et Hayem; Fuchs et Stricker les ont signalées également, mais aucun de ces savants n'en a recherché à fond l'origine et le développement. M. Pouchet, dans ses remarquables travaux sur le sang, en a donné une excellente description, précisément chez le Triton.

ces noyaux ont la même origine et sont au même stade, l'un suivant une marche ascendante, l'autre une marche descendante ; il est vrai que quelques différences tirées de la taille, de la réfringence et des mouvements protoplasmiques, les séparent assez nettement ; cependant on pourrait se demander si ce ne sont pas les noyaux des amibocytes qui se développent en hématies ; comme cette théorie a été longtemps admise et l'est encore, il est indispensable de la réfuter une fois pour toutes par deux arguments principaux :

1° Si nous ne pouvons pas opérer artificiellement la séparation des noyaux hématiques et des noyaux d'amibocytes, chez beaucoup de types, cette distinction se trouve parfaitement réalisée ; en effet, les sacs lymphatiques (Batraciens), la cavité générale, les lymphatiques contiennent seulement des amibocytes et *pas une seule hématie* (il faut naturellement prendre beaucoup de précautions pour extraire le liquide sans entamer de vaisseaux sanguins) ; les amibocytes s'y trouvent à toutes les phases de leur évolution, y séjournent longtemps, y disparaissent même ; on y voit de nombreux noyaux, dernier stade apparent de l'amibocyte, et pas un seul ne se développe en hématie. Les sacs lymphatiques et la cavité générale reçoivent des glandes formatrices leurs éléments figurés, et ces derniers y séjournent sans pouvoir retourner dans les vaisseaux ; en effet, il arrive souvent que le contenu de ces derniers est différent de celui du sac, où les amibocytes, par exemple, sont presque tous pigmentés en noir ; donc les globules blancs subissent bien toute leur évolution dans les cavités précitées, et cependant aucun globule rouge ne s'y trouve. Je crois que le fait est assez concluant.

2° Un second argument qui, à mes yeux, a peut-être encore plus de force que le premier : chez presque tous les Invertébrés, existent des amibocytes semblables à ceux des Vertébrés ; ces éléments suivent la même évolution, se réduisent à leur noyau, puis disparaissent dans le liquide sanguin : si donc les noyaux d'amibocytes des Vertébrés dépassaient ce stade pour reformer des hématies, il y aurait une infraction flagrante aux lois de la morphologie, qui nous

montre toujours les éléments homologues subissant le même sort.

Enfin, il serait illogique que le noyau, après avoir suivi une ligne descendante (régression de l'amibocyte), se développe en un nouvel organite, l'hématie.

Pour ma part, je suis absolument convaincu que les noyaux hématiques proviennent exclusivement de la rate et qu'ils n'ont aucun rapport avec ceux des amibocytes, sauf une ressemblance facilement explicable.

Ablation de la rate. — Les phénomènes qui se produisent après l'ablation de la rate confirment en tous points les conclusions précédentes. D'après Tauber [1], l'ablation de la rate provoque de l'anémie; le nombre absolu et le nombre relatif des amibocytes augmentent beaucoup, tandis que les dimensions et le nombre des hématies diminuent. Ces conclusions sont également celles de Zésas et Crédé.

Puis, après une période descendante, le nombre des globules rouges augmente, puis redevient normal, par suite de la suppléance de la rate par un autre organe. Zésas pensait que ce pouvait être la glande thyroïde, je crois bien plutôt que les nouvelles hématies sont entièrement dues à des rates de nouvelle formation, telles que les ont si bien décrites MM. Griffini et Tizzoni, chez le Chien, et M. Phisalix, chez l'Anguille, le Triton et la Grenouille.

Si les globules rouges provenaient des noyaux d'amibocytes, il n'y aurait pas de raison pour que leur nombre diminue après l'ablation de la rate.

On répète souvent (c'est même une notion presque classique) que la rate n'est pas un organe de première utilité, et qu'on peut l'enlever sans que les fonctions générales en soient sensiblement altérées (Malpighi, Dupuytren). Sans doute l'organisme peut s'en passer pendant un temps très court, en s'anémiant, mais elle est rapidement remplacée par des rates de nouvelle formation, comme l'ont démontré, dans tous les cas examinés, les expériences récentes.

[1] A. Tauber, *Zur Frage von der physiologischen Beziehung der Schilddrüse zur Milz* (*Archives* de Virchow, 1884, 1er fasc., p. 29-36).

Sa constance remarquable dans la série des Vertébrés, son remplacement par des formations homologues, me font au contraire penser que la rate est un organe indispensable, qui ne peut être suppléé dans ses fonctions par aucun autre.

Poissons. — Chez le petit nombre de Poissons de rivière, pris au hasard, que j'ai étudiés, j'ai reconnu que les hématies se développent par le même procédé que chez les Batraciens[1].

Chez le *Leuciscus alburnus*, par exemple, si on examine une goutte de sang à un fort grossissement, on trouve assez facilement des noyaux spléniques, très réfringents, de petite taille (7 μ environ), nettement distincts des noyaux d'amibocytes; les premiers présentent toutes les phases de passage à l'hématie parfaite, s'entourant d'un disque incolore qui se munit peu à peu d'hémoglobine. Chez ce type, on voit fort bien de petits granules faire saillie à la surface du noyau, puis s'en détacher pour tomber dans la cavité de l'hématie où ils séjournent, soit immobiles, soit animés de vifs mouvements browniens.

La réfringence du noyau diminue à mesure que l'hémoglobine se forme, si bien que dans l'hématie parfaitement mûre, il n'est pas très facile de le distinguer.

Reptiles. — J'ai étudié la Couleuvre à collier (*Tropidonotus natrix*), les *Lacerta stirpium* et *ocellata*, chez lesquels la rate est blanchâtre, ce qui s'explique par la prédominance de la pulpe blanche sur la pulpe rouge.

Chez le *Lacerta stirpium*, la rate étant traitée par le procédé habituel (acide osmique, picrocarmin, glycérine), on voit beaucoup de cellules, de 4 à 10 μ, formées d'un noyau souvent nucléolé et d'une mince zone protoplasmique, nette et réfringente (surtout après l'action du picrocarmin); ces cellules se moulent sur la charpente conjonctive qui les supporte, ce qui leur donne souvent une forme plus ou moins étoilée (pl. IV, fig. 7, *n*). Les gros noyaux,

[1] Je puis étendre ce résultat à l'*Anguilla vulgaris*, *Mustelus vulgaris*, etc. C'est un fait que je puis présenter comme général pour les Poissons.

de 7 à 10 μ, se transforment en amibocytes ; on voit, en effet, le ferment albuminogène s'accumuler autour du noyau, d'abord sous la forme de gros granules clairs (pl. IV, fig. 7, *a'*), puis sous forme de petits granules réfringents, colorés en jaune par l'acide osmique et le picrocarmin (*a*); les cellules ainsi développées deviennent rapidement amiboïdes et passent dans le sang.

Les petits noyaux, de 4 à 7 μ, très réfringents, à contenu bosselé, paraissant verdâtres par la lumière transmise, quittent également la rate pour passer dans le sang où ils se développent en hématies. Le processus est identique à celui que j'ai décrit pour le Triton, je n'ai donc pas à insister ; on voit (pl. IV, fig. 6) le disque s'étaler peu à peu, pendant que les granules browniens se détachent du noyau. Lorsque le grand diamètre de l'hématie arrive à 10 μ (*h''*), l'hémoglobine commence à apparaître dans le disque, le noyau se contracte alors sensiblement, pendant que les granules browniens disparaissent peu à peu. Enfin, au stade de 12 μ, l'hématie est parfaite, sauf le noyau qui est toujours réfringent (*h'*) ; ce dernier devient incolore, s'allonge, en se pénétrant d'hémoglobine, et l'hématie (de 14 à 16 μ) est alors tout à fait normale (*h*).

Comme chez les Batraciens, il y a une différence sensible entre le noyau de l'amibocyte et le noyau splénique : le premier a un diamètre minimum de 5 μ et demi, le second un diamètre maximum de 4 μ et demi.

Si l'on examine le liquide de la cavité générale, on voit un nombre considérable d'amibocytes à tous les degrés de leur évolution, depuis les cellules mûres jusqu'aux noyaux, et pas une seule hématie. Pas plus que chez les Batraciens, le noyau lymphatique ne se développe en hématie, le noyau splénique est le seul qui soit l'origine de cet élément figuré.

Oiseaux. — Chez les Oiseaux, la rate est très colorée, vu la prédominance de la pulpe rouge ; elle contient les mêmes éléments que précédemment, destinés les uns à former des amibocytes, les autres des hématies ; les premiers noyaux, de forme sphérique, sont les plus

grands, de 5 à 7 μ environ, chez le Pigeon (*Columba livia*); les seconds, légèrement allongés, sont sensiblement plus petits, 4 μ en moyenne.

Le développement des amibocytes est identique à celui que nous avons décrit chez les types précédents, notamment le *Lacerta stirpium*.

Le développement des hématies est absolument le même chez les Oiseaux que chez les Reptiles, les Batraciens et les Poissons ; on voit les disques incolores, avec leurs granules browniens, se charger peu à peu d'hémoglobine (au stade de 10 μ environ). La figure 6 de la planche IV convient aussi bien aux Oiseaux qu'aux Reptiles; je renvoie donc aux descriptions précédentes.

Mammifères. — Jusqu'ici, chez les Vertébrés inférieurs, les hématies sont toutes munies d'un noyau assez réduit, vestige du noyau splénique ; chez les Mammifères, le noyau ne se contracte pas simplement, il disparaît tout à fait, de sorte que l'hématie est une simple vésicule biconcave remplie d'hémoglobine ; nous verrons dans l'étude du développement l'explication de ce fait.

Il y a encore une autre différence qui va trouver tout à l'heure son explication : tandis que chez tous les Vertébrés inférieurs, on trouve, dans le sang, des hématies à tous les degrés du développement, il n'y a, chez les Mammifères, que des hématies parfaites, remplies d'hémoglobine et dépourvues de noyau; en d'autres termes, tandis que, chez les premiers, le noyau hématique quitte la rate sous forme de noyau et poursuit son évolution dans le sang même, chez les seconds, l'hématie se développe entièrement à l'intérieur de la rate, et ne quitte celle-ci que lorsqu'elle est parfaitement constituée.

Si, dans la rate du Surmulot (*Mus decumanus*), on prend un fragment de pulpe blanche et qu'on le traite par l'acide osmique, le picrocarmin et la glycérine, on reconnaîtra facilement, à un fort grossissement, l'existence de deux éléments cellulaires différents : 1° des cellules de 8 μ et au-dessus, formées d'un noyau contenant

un nucléole ou des granulations nucléaires, et d'une mince couche protoplasmique nette et réfringente (pl. IV, fig. 3, *n*) ; 2° de petites cellules de 4 et 6 μ, semblables aux précédentes, sauf la taille (pl. IV, fig. 4, *n*).

Les premières évoluent en amibocytes, leur zone protoplasmique se remplissant peu à peu de granules de ferment, suivant le processus que nous avons vu déjà tant de fois; souvent une cellule parfaitement mûre est accolée à des cellules non développées, comme planche IV, figure 3, ce qui montre bien que ce sont les éléments spléniques mêmes qui se transforment en amibocytes.

Les secondes évoluent en hématies, mais par un processus un peu différent de celui que nous avons décrit pour les Vertébrés inférieurs; en effet, tandis que, chez ceux-ci, l'hématie normale a un diamètre beaucoup plus considérable que le noyau qui lui a donné naissance (dans le rapport de un à trois, Triton, Lézard), l'hématie des Mammifères a à peu près la même taille que la cellule splénique initiale[1]. Dans les préparations obtenues par le procédé habituel, on voit de nombreuses hématies qui possèdent la réfringence et la couleur des hématies normales (pl. IV, fig. 4), mais qui renferment un noyau en leur centre ; ce noyau se fendille, devient irrégulier; la coloration carminée qui permettait de le distinguer au milieu de la vésicule s'affaiblit de plus en plus; on ne voit souvent qu'un léger nuage au milieu de la teinte hémoglobique; enfin le noyau finit par se résorber complètement, tandis que la vésicule se remplit d'hémoglobine de plus en plus concentrée. Si, au lieu de servir de réactifs, on exprime sur une lamelle le contenu de la pulpe rouge (mélange de sang normal et d'éléments en voie de formation) provenant d'une rate bien fraîche, en opérant rapidement, on pourra voir des hématies présentant un noyau incolore entouré d'hémoglobine ; à cette phase, elles correspondent parfaitement aux hématies de Vertébrés

[1] C'est pour cette raison que les noyaux spléniques quittent la rate, pour se développer dans le sang, chez les Vertébrés inférieurs; la rate étant une glande assez compacte, les disques trouveraient difficilement la place suffisante pour s'étaler.

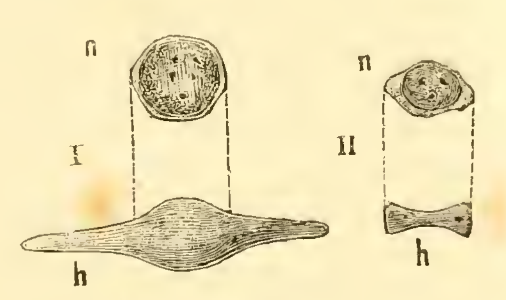
inférieurs représentées planche IV, figures 6 et 8 (h'). L'hémoglobine pénètre peu à peu le noyau, dont on distingue encore les contours ; ceux-ci finissent par s'effacer, et il est facile de se convaincre que, dans le globule rouge adulte, il ne reste aucune trace du noyau central : c'est à ce moment seulement, lorsque l'hématie est parfaitement normale, qu'elle tombe dans le sang de la rate, d'où elle passe dans l'appareil circulatoire. J'ai constaté ce mode de développement chez le Chien, le Surmulot (*Mus decumanus*), le Hérisson (*Erinaceus europæus*) avec des caractères identiques.

Quel est le rôle du noyau hématique dans la production de l'hémoglobine ? Fournit-il à la fois le fer et les matières albuminoïdes nécessaires à la formation de celle-ci, et l'agent transformateur? Il a bien certainement le premier rôle, puisque, primitivement d'un volume presque égal à celui de l'hématie adulte, il se dissout entièrement; quant au second rôle, mêmes doutes et mêmes incertitudes que pour les Vertébrés inférieurs. En somme, chez ces derniers comme chez les Mammifères, la formation de l'hémoglobine coïncide avec la régression du noyau, partielle chez les uns, et totale chez les autres.

On voit que, chez les Mammifères, le noyau se détruit peu à peu, en contribuant à la formation de l'hémoglobine ; c'est un stade un peu plus avancé que celui des Vertébrés inférieurs, où il reste toujours un vestige du noyau ; les deux classes sont parfaitement liées entre elles, et, au fond, le processus est le même.

Les théories que l'on a imaginées dans ces derniers temps pour rendre compte de la formation des hématies sans noyau, me semblent peu exactes ; M. Malassez pense que c'est un bourgeon protoplasmique détaché de la cellule hémoglobique (fixée dans la rate), qui se développe ultérieurement en hématie ; Rindfleisch pense que le noyau quitte la cellule. Ce serait, à bien considérer, des phénomènes bien extraordinaires et assez exceptionnels pour des cellules ; je crois avoir démontré que l'évolution est beaucoup plus simple et beaucoup plus naturelle que ne le feraient supposer les travaux des auteurs précités.

Si nous comparons maintenant le développement des éléments spléniques chez un Mammifère et chez un Batracien, par exemple, nous trouverons l'explication de la forme même des hématies. Chez les deux types, la cellule splénique a, sur une coupe idéale, une apparence fusiforme, le noyau étant central et déterminant une protubérance (fig. du texte, *n*) ; chez le Batracien, le disque s'étend de plus en plus autour du noyau, en se remplissant d'hémoglobine, de telle façon que l'hématie adulte garde la forme d'un fuseau assez allongé (*h*, à gauche); chez le Mammifère, le disque s'étale très peu, tandis que le noyau se résorbe; en se contractant, il entraîne avec lui les parois inférieure et supérieure qui lui sont accolées, de sorte que celles-ci se rapprochent de plus en plus jusqu'au contact; l'hématie prend définitivement la forme d'une lentille biconcave.



Comparaison de l'hématie avec le noyau splénique,
I, chez un Batracien ; II, chez un Mammifère.

Si ces particularités sont facilement explicables, il n'en est pas ainsi pour le contour des globules rouges. Pourquoi les hématies d'un grand nombre de Mammifères et des Cyclostomes sont-elles circulaires, tandis que celles des Caméliens et des Vertébrés inférieurs sont elliptiques ? J'avoue que la raison d'être de ces différences m'échappe complètement.

VARIATIONS PHYSIOLOGIQUES DES GLOBULES SANGUINS.

Étant donnés leur origine, leur mode de formation et leurs fonctions, on peut presque prévoir *a priori* les variations apportées dans le nombre des globules sanguins par certaines circonstances physiologiques.

Animaux anémiés. — Chez des animaux anémiés (par exemple Triton, Crapaud, Couleuvre), on remarque une assez grande abondance d'amibocytes mûrs et très peu d'hématies en voie de formation. Parfois, lorsque l'animal est très anémié, les noyaux des globules

rouges et blancs affectent certaines apparences qu'on peut considérer comme pathologiques.

Les faits précédents sont faciles à expliquer; l'animal étant anémié, les échanges respiratoires diminuent d'activité, et, par conséquent, une production active de nouvelles hématies est absolument inutile; les amibocytes du sang ne peuvent user leur ferment, puisque l'organisme ne leur fournit pas de peptones à transformer; ils restent donc dans l'état où ils se trouvaient au sortir de la glande lymphatique.

Animaux bien nourris. — Chez les animaux nourris abondamment (*Triton vulgaris*), on remarque un nombre tout à fait considérable de noyaux spléniques et d'hématies en formation ; par contre les amibocytes mûrs sont relativement rares. La quantité relative de ces deux éléments s'explique par des raisons inverses de celles que nous avons précédemment exposées.

Je ne fais qu'esquisser là quelques variations du sang qui pourrait fournir à ce point de vue une étude des plus intéressantes, surtout si on l'examinait avant et après le passage dans un organe donné ; il est probable que l'on trouverait ainsi des faits nouveaux et du plus grand intérêt.

Outre ces variations d'ordre général, il en est qui s'opèrent chez un même animal; ainsi la digestion doit amener une destruction considérable des amibocytes qui, dans les intervalles des repas, sont remplacés par de nouveaux produits des glandes lymphatiques; n'ayant pas de compte-globules à ma disposition, je n'ai pu étudier l'influence de la digestion sur le nombre des amibocytes mûrs.

Naturellement, toutes les variations du sang retentissent sur les glandes lymphatiques; chez les individus anémiés, on ne trouve qu'un nombre insignifiant de cellules mûres dans les glandes, quelles qu'elles soient; chez les individus vigoureux et bien nourris, au contraire, il y a abondance de formes en voie de division et de cellules mûres. C'est pour cette raison que l'on doit faire les recherches relatives aux fonctions des glandes lymphatiques sur des animaux bien

nourris et bien portants ; les différences que l'on constate d'un animal anémié à un animal bien nourri sont parfois très considérables et pourraient faire conclure à la non-activité d'une glande qui, dans lescirconstances normales, a un rôle important.

ORIGINE ET MORPHOLOGIE DES ÉLÉMENTS FIGURÉS DU SANG.

Arrivé au terme de nos études sur la formation des globules blancs et rouges, nous avons vu qu'ils dérivaient toujours de glandes lymphatiques, thyroïde, thymus, follicules clos, ganglions lymphatiques et rate. On s'est souvent demandé s'il n'y avait pas continuité entre les cavités du tissu conjonctif et les lymphatiques, en se basant sur la ressemblance des cellules conjonctives et des amibocytes (*ayant perdu leur ferment*), ou, en m'exprimant d'une façon différente, si ces premiers éléments ne passaient pas dans les vaisseaux sous forme de globules blancs : c'est à peu près la conception du *tissu lymphoïde* de His. L'anatomiste allemand admettait que le tissu conjonctif aréolaire avec cellules interposées (péritoine, par exemple), était, en petit, une glande lymphatique, et que, par une simple condensation et multiplication de ces cellules, il donnait soit le follicule clos, soit le ganglion lymphatique. Cette conception, qui a quelque chose de vrai, n'est pourtant aucunement générale ; il y a bien des glandes lymphatiques qui n'ont aucun rapport avec le tissu lymphoïde (thyroïde, thymus) ; ensuite, je n'ai jamais vu de cellule conjonctive, en dehors des glandes formatrices, se développer en amibocyte par l'addition de granules de ferment albuminogène ; ceux que l'on a pu voir dans les cavités cellulaires sont des éléments émigrés hors des vaisseaux, et non point formés sur place.

Pourtant on ne peut nier qu'il n'y ait un certain rapport entre la cellule conjonctive et l'amibocyte ; cela n'a rien d'étonnant, ce sont des éléments qui, au fond, ont la même origine : les cellules conjonctives représentent des éléments embryonnaires qui, n'étant pas utilisés dans la formation des muscles, des fibres ou des épithé-

liums, peuvent subir les sorts les plus divers ; les unes se chargent de pigment (chromatophores, cellules pigmentaires des Batraciens, etc.) ; les autres se réunissent par places, et en se multipliant presque indéfiniment, forment des amas cellulaires dans lesquels s'ouvrent des capillaires lymphatiques ou sanguins ; les cellules s'entourent de granules de ferment albuminogène et deviennent amiboïdes pour passer ensuite dans les systèmes vasculaires ; c'est ainsi que se forment les follicules clos, les ganglions lymphatiques, la rate. D'autres cellules conjonctives, enfin, se chargent de graisse (tissu adipeux).

Malgré les innombrables variétés qui peuvent dériver de ce type primitif, on peut presque toujours reconnaître une parenté entre la cellule conjonctive et l'amibocyte (Échinodermes, Hirudinées, Insectes, Crustacés, etc.); la seule différence qui les sépare est l'évolution différente de l'élément; tandis que la cellule conjonctive, réduite parfois au noyau, reste inactive ou se charge soit de graisse, soit de pigment, la cellule destinée à devenir amibocyte se charge de ferment albuminogène. Le corps adipeux des Insectes n'est formé que de cellules conjonctives inutilisées dans le développement embryonnaire, et qui, réunies en masse, fabriquent de la graisse ; il est superposé intimement à la glande lymphatique qui entoure le cœur de ces animaux. Chez les Crustacés, on voit manifestement la glande lymphatique (qui se trouve dans la branchie) se continuer avec le revêtement conjonctif de celle-ci ; mais tandis qu'un noyau de revêtement restera toujours semblable à lui-même, le noyau de la glande lymphatique s'entourera de protoplasma et de granules de ferment.

Le point sur lequel je veux appuyer, c'est que la glande lymphatique n'est pas uniquement le résultat de la concentration et de la multiplication des cellules conjonctives dans un endroit donné, mais qu'elle est due à une véritable spécialisation qui peut atteindre des cellules autres que celles du tissu conjontif (thyroïde, thymus). D'où il s'ensuit que les cellules conjonctives ordinaires peuvent

avoir plus ou moins de ressemblance avec les cellules lymphatiques, mais qu'elles n'arriveront jamais à former, comme ces dernières, des éléments figurés du sang.

On voit donc que j'admets la parenté de l'amibocyte et de la cellule conjonctive; elle est parfaitement réelle; mais ce que je reproche au tissu lymphoïde de His, c'est de ne représenter rien d'exact; le tissu conjonctif aréolaire portant des cellules conjonctives ne formera jamais d'amibocytes, sauf dans des cas anormaux (ablation des glandes lymphatiques avoisinantes), car ces cellules sont adaptées à une autre fonction; il ne manque pas, chez les Invertébrés, de tissus analogues qu'on pourrait également appeler lymphoïdes (trame calcaire des Échinodermes, trame conjonctive du manteau des Lamellibranches, etc.), mais qui remplissent un tout autre rôle que celui de produire les éléments figurés du sang. Ce mot de lymphoïde est parfaitement inutile, et il n'est nullement nécessaire de l'acclimater en France; le tissu conjonctif a des rôles multiples : ici, il constitue la charpente d'un organe, là, un magasin de graisse; autre part, il formera une glande lymphatique, etc. Une partie quelconque de ce tissu, une fois adaptée à sa fonction, la garde, sauf en quelques circonstances exceptionnelles (traumatisme, inflammation); il n'y a donc pas lieu de distinguer un tissu lymphoïde, désignation qui ne répond à rien de précis.

Il n'y a pas que la cellule conjonctive proprement dite qui puisse donner naissance aux glandes productrices de globules sanguins; il arrive, assez rarement à la vérité, que des cellules d'une tout autre origine prolifèrent pour former des amibocytes; ainsi, chez les Astérides [1], on trouve, sur l'anneau ambulacraire oral, de petites glandes en tubes, les corps de Tiedemann, tapissées par un épithélium cubique qui se détache pour former des amibocytes; ces corps de Tiedemann représentent un bourgeonnement de l'anneau ambulacraire oral, et leur épithélium est homologue à l'épithélium vi-

[1] L. Cuénot, *Contributions à l'étude anatomique des Astérides* (*Archives de zoologie expérimentale*, tome supplémentaire, 2e série, t. V *bis*).

bratile interne des tubes et vaisseaux ambulacraires. Chez les Vertébrés, la thyroïde représente un épaississement de l'épithélium du pharynx embryonnaire ; les thymus dépendent de l'épithélium des poches branchiales [1].

On voit donc que les glandes lymphatiques se forment aux dépens de divers tissus, c'est le meilleur argument contre le tissu lymphoïde de His.

RÉFLEXIONS GÉNÉRALES.

J'ai réuni dans ce mémoire tous les documents que j'ai pu recueillir sur des questions aussi controversées que l'origine et l'histologie des éléments du sang ; j'ai cherché à être aussi clair et aussi rigoureux que possible en ne me laissant pas abuser ou égarer par des questions de mots ; l'avenir dira si j'ai réussi.

Mais combien de points importants ai-je été forcé de laisser de côté ! Les produits de dissolution des amibocytes, qui conduiront à l'étude rationnelle d'un élément du plasma sanguin (fibrine?) ; la bourse de Fabricius des Oiseaux, que Leydig croit être une glande lymphatique ; les organes lymphatiques des Poissons, que je n'ai pu étudier. Enfin comment sont représentés, chez les Sauropsidés, les ganglions lymphatiques qui manquent absolument en tant qu'organes, mais qui doivent être certainement remplacés au point de vue fonctionnel ?

Je n'ai pas même effleuré la question du rôle hématopoiétique de la moelle des os ; MM. Neumann, Bizzozero, Torre et bien d'autres l'admettent sans restriction ; en fait, il n'est aucunement démontré. MM. Bizzozero et Torre, qui sont les plus ardents promoteurs de cette théorie, repoussent absolument la production d'hématies aux dépens des éléments spléniques, sauf chez les Batraciens Urodèles (*Triton*).

J'ai montré que chez tous les Vertébrés, la rate donnait nais-

[1] D'après Retterer, les follicules clos des amygdales auraient aussi une origine épithéliale.

sance aux hématies par un procédé spécial qui n'avait pas encore été signalé ou, du moins, généralisé. Or, MM. Bizzozero et Torre décrivent pour les hématies dérivées de la moelle un mode de développement tout à fait dissemblable ; comme il est illogique qu'un même élément histologique, ayant le même point de départ, se développe suivant deux processus très différents, j'en déduis que les auteurs précités ont été induits en erreur, par leurs procédés histologiques défectueux, pour la moelle osseuse, comme ils l'ont été pour la rate du Triton. Il faudrait démontrer pour la moelle osseuse :

1° Qu'il y a formation de ferment albuminogène autour des noyaux des futurs amibocytes ;

2° Qu'il y a un développement de globules rouges comparable à à celui que j'ai décrit pour les noyaux spléniques ;

3° Qu'il y a un chemin suivi par les globules blancs et rouges pour passer dans l'appareil circulatoire.

Aucun de ces trois points n'a été établi ; tout est donc à refaire dans l'étude du rôle hématopoiétique de la moelle. Pour mon compte, me basant sur diverses raisons tirées tant de l'observation directe que de considérations morphologiques, je n'y crois pas beaucoup.

J'ai surtout cherché dans le présent mémoire à élucider les fonctions et l'anatomie des organes qui ont donné lieu à tant de controverses, thymus, thyroïde, rate, etc. ; je remets à un travail ultérieur le soin de compléter cet ensemble par l'étude des différents desiderata que je viens de signaler.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE I.

Fig. 1. Réseau lymphatique (*l*) de la queue d'un embryon de *Carassius auratus*, montrant les cæcums d'origine; *f*, tissu conjonctif interposé (sur le vivant).

2. Portion terminale en cæcum d'un lymphatique précédent, plus grossie, remplie de granules réfringents.

3. Amibocytes de l'Homme (sang du doigt), traités par la fuchsine, montrant leurs noyaux contractés.

4. Amibocytes mûrs de l'Homme (sang du doigt); *n*, noyau (acide osmique, picrocarmin, glycérine).

5. Amibocyte mûr d'un Chien bouledogue (8 μ), après l'action de l'acide osmique et du picrocarmin.

6. Amibocytes de Surmulot (*Mus decumanus*), de 10 μ; mêmes réactifs.

7. Amibocytes, l'un mûr, l'autre arrivé à sa dernière phase, examinés sur le vivant, *Lacerta stirpium*; *n*, noyau.

8. Amibocyte d'un *Triton vulgaris* (sac lymphatique ventral), renfermant du pigment noir et une goutte de graisse (13 μ), sur le vivant.

9, 10, 11 et 12. Les diverses phases de l'évolution des amibocytes, chez le *Triton vulgaris*, examinées dans le sang frais.

13. Cou et cavité thoracique de Surmulot (*Mus decumanus*), montrant la thyroïde *Ty* et les volumineux thymus *Th*; *C*, cœur; *Po*, poumon; *ar*, artère thyroïdienne; grandeur naturelle.

14. Cou et cavité thoracique d'un autre Surmulot, montrant les thymus (*Th*), divisés en petits lobes; grandeur naturelle.

15. Coupe de thymus de Surmulot (thymus conformé comme figure 13); *f*, réseau conjonctif soutenant l'organe; *g*, tissu glandulaire bourré de cellules; *v*, vaisseaux sanguins.

16. Éléments cellulaires des thymus de Surmulot; *n*, cellules lymphatiques non développées; *a*, cellules mûres (amibocytes); *d*, grandes cellules destinées à la division.

17. Thymus (*Th*) d'un Pigeon, du côté droit; *v*, veine jugulaire; *ad*, tissu adipeux entourant le thymus.

18. Thymus de Couleuvre à collier (*Tropidonotus natrix*), vus dans leur partie terminale; gr. 3 fois.

19. Éléments cellulaires des thymus de Couleuvre; *f*, réseau conjonctif supportant les cellules; *a*, amibocytes mûrs.

20. Thymus du côté droit d'un Crapaud de grande taille (*Bufo vulgaris*); *ar*, artère du thymus entourée de pigment noir; *l*, lymphatique venant du thymus; *v*, veine du thymus; gr. 20 fois.

PLANCHE II.

FIG. 1. Thyroïde du côté gauche de Moineau (*Passer domesticus*); *ar*, artère carotide; gr. 7 fois.

2. Thyroïde de Lézard des souches (*Lacerta stirpium*), montrant les vésicules entourées de pigment noir; gr. 27 fois.

3. Thyroïde (*Ty*) du côté gauche, *Triton vulgaris*; *ar*, artère linguale; *v*, veine linguale; *hy*, grande corne de l'os hyoïde (épibranchial); *ca*, cartilage s'appuyant sur l'hyoïde (kératobranchial); gr. 11 fois.

4. Vésicules thyroïdes de Surmulot (*Mus decumanus*), isolées pour montrer eur réseau capillaire *c*; *v*, veine; gr. 620 fois.

5. Vésicule thyroïde (*g*) d'un Chien bouledogue, isolée après injection de nitrate d'argent; *l*, endothélium lymphatique.

6. Imprégnation au nitrate d'argent dans la thyroïde (Chien bouledogue); *l*, endothélium lymphatique; *g*, épithélium d'une vésicule voisine.

7. Coupe optique d'une vésicule thyroïde d'un Chien bouledogue, après l'action de l'acide osmique, du picrocarmin et de la glycérine; *g*, vésicules thyroïdes voisines; *l*, intervalle lymphatique; *f*, trame conjonctive; *a*, amibocytes mûrs flottant à l'intérieur de la vésicule (oc. 3, obj. 5, Nachet).

8. Paroi de vésicule thyroïde (Chien bouledogue), vue de champ, après l'action de l'acide osmique, du picrocarmin et de la glycérine; *a*, groupe de cellules parfaitement mûres; gr. 1 000 fois.

9. Paroi de vésicule vue de champ, montrant l'orifice α, laissé par la chute des cellules mûres; gr. 1 000 fois.

10. Cellules mûres (amibocytes), flottantes à l'intérieur des vésicules thyroïdes du Chien.

11. Groupe de vésicules thyroïdes de la Couleuvre à collier (*Tropidonotus natrix*), isolées au pinceau; celle de droite montre son réseau capillaire *c*; dans celle de gauche, la paroi cellulaire interne s'est détachée de la capsule *l*; *a*, plasmodium de cellules mûres, flottant dans le liquide des vésicules; *cr*, concrétion de carbonate de chaux, placée au centre du plasmodium; *f*, trame conjonctive de la thyroïde; *g'*, vésicule en voie de formation; gr. 40 fois.

12. Paroi d'une vésicule thyroïde de la Couleuvre à collier, vue de profil; *g*, couche cellulaire interne; *l*, noyau endothélial de la capsule.

13. Concrétions de carbonate de chaux, trouvées dans les vésicules thyroïdes de la Couleuvre à collier (30 μ en moyenne).

14. Paroi de vésicule thyroïde de *Triton vulgaris*, vue de champ, l'organe étant examiné frais dans de la lymphe; *a*, cellules mûres (oc. 3, obj. 9 imm. Nachet).

PLANCHE III.

FIG. 1. Coupe transversale de la portion terminale du cæcum de Lapin (*Lepus cuniculus*); *g*, follicule clos; *e*, épithélium intestinal; *l*, lymphatiques ren-

contrés dans la coupe; *v*, vaisseaux sanguins; *f*, tissu conjonctif pénétrant dans le centre du follicule clos; *F'*, tissu conjonctif séparant les follicules; *mc*, couches musculaires du cæcum; gr. 50 fois.

FIG. 2. Portion supérieure du follicule clos, recouverte par l'épithélium intestinal (*e*), chez le Lapin; *f*, réseau conjonctif du follicule; *n*, cellules lymphatiques (oc. 3, obj. 9 imm. Nachet).

3. Plaque de Peyer du Surmulot (*Mus decumanus*), vue de champ par la partie supérieure; *g*, follicule clos; *e*, réseau lymphatique partant de celui-ci; gr. 25 fois.

4. Coupe transversale du duodénum de *Bufo vulgaris*; *e*, épithélium intestinal; *c*, capillaires sanguins; *g*, couche lymphatique; *l*, coupe d'un lymphatique; *mc*, muscles circulaires; *p*, péritoine; gr. 200 fois.

5. Coupe longitudinale d'un ganglion lymphatique mésentérique de Surmulot (*Mus decumanus*); *ar*, artère; *l*, coupe d'un lymphatique; *m*, mésentère; *g*, parties compactes, bourrées de cellules; *tl*, trajet de la lymphe entre les parties compactes; gr. 25 fois.

6. Portion d'une coupe longitudinale de ganglion lymphatique mésentérique (pancréas d'Aselli) de Chien (mêmes lettres que précédemment); gr. 28 fois.

7. Réticulum de la partie compacte d'un ganglion lymphatique de Surmulot (sur des coupes, avec un peu moins de cellules qu'en réalité); *c*, capillaire sanguin; *f*, réseau conjonctif; *a*, cellules mûres (amibocytes); *n*, cellule en train de se diviser (oc. 3, obj. 9 imm. Nachet).

8. Intestins de Surmulot, étalés de façon à montrer les ganglions lymphatiques *g*; *m*, mésentère; *CO*, côlon et ses valvules connivente; *C*, cæcum; *P*, plaques de Peyer; grandeur naturelle.

PLANCHE IV.

FIG. 1. Artère splénique (*ar*) de *Triton vulgaris*, vue de champ après l'action de l'acide osmique, du picrocarmin et de la glycérine; *m*, mésentère; *l*, lymphatique périartériel; *g*, couche cellulaire lymphatique de l'artère.

2. Coupe optique de la paroi d'une artère mésentérique, *Triton vulgaris*; *h*, hématies; *a*, amibocyte; *g*, couche lymphatique de l'artère.

3. Rate de Surmulot (*Mus decumanus*); cellules qui se développent en amibocytes; *n*, cellules non développées; *a*, cellules mûres (amibocytes) (oc, 3, obj. 9 imm. Nachet).

4. Rate du Surmulot, développement des hématies; *n*, cellule splénique non développée; *h*, hématie parfaite, (oc. 3, obj. 9 imm. Nachet).

5. Amibocytes de *Lacerta stirpium*, dans le sang, arrivés à leur dernier stade et réduits à leur noyau et à une mince couche protoplasmique (5 μ).

6. Développement des hématies dans le sang du *Lacerta stirpium*, de I à VII; *h''*, hématie commençant à renfermer de l'hèmoglobine; *h'*, hématie mûre à noyau réfringent; *h*, hématie normale et parfaite.

7. Éléments cellulaires de la rate de *Lacerta stirpium*; *n*, cellules non développées; *a*, cellules mûres (amibocytes); *a'*, cellules développées, pleines de gros granules clairs, non réfringents.

Fig. 8. Développement des hématies dans le sang du *Triton vulgaris*; *n*, noyau provenant de la rate : *gb*, granules à mouvements browniens ; *h''*, hématie à granules browniens, commençant à renfermer de l'hémoglobine; *h'*, hématie remplie d'hémoglobine, mais présentant encore en son centre un noyau réfringent.

9. Cellules de la rate du *Triton vulgaris*; *n*, cellule non développée ; *n'*, cellule divisée à deux noyaux.

10. Cellules de la rate d'un têtard de *Bufo vulgaris* (à la phase Salamandre), montrant le développement des amibocytes ; *n*, noyau non développé ; *a*, cellule mûre.

11. Rate de *Triton vulgaris*, examinée sur l'animal vivant; *m*, mésentère ; *ar*, artère splénique entourée d'un tronc lymphatique ; *v*, veine splénique ; *tl*, trajet suivi par le sang (pulpe rouge); *g*, parties cellulaires non pénétrées par le sang (pulpe blanche); gr. 10 fois.

12. Coupe de la rate du Chien; *p*, péritoine; *f*, réseau conjonctif de la rate ; *ar*, artère entourée d'un manchon conjonctif; *c*, capillaire s'ouvrant dans la pulpe rouge ; *tl*, trajet suivi par le sang (pulpe rouge); *g*, parties cellulaires compactes non pénétrées par le sang (pulpe blanche) ; gr. 45 fois.

SUR

L'ANATOMIE MICROSCOPIQUE DU DENTALE

PAR

HERMANN FOL

INTRODUCTION ET INDICATION DES MÉTHODES.

Un genre qui représente à lui seul toute une classe du règne animal mérite toujours une étude approfondie, car l'intérêt scientifique se mesure non pas au nombre des espèces constituant un groupe, mais bien à l'importance morphologique de la structure. Or, un animal présentant des particularités telles, qu'on se voit obligé de le séparer de tous ses congénères, est par cela même d'un haut intérêt morphologique.

Que l'on parle de phylogénie ou de classification, que l'on exprime la parenté apparente des animaux sous forme d'un arbre avec ses branches et ses rameaux, ou sous forme d'un tableau à accolades, l'importance des groupes aberrants reste la même. Ces questions de formes et de mots ne changent rien au fond des choses, car tous s'accordent à reconnaître que ce sont des rapports de parenté que l'on cherche.

C'est ce qu'à fort bien senti de Lacaze-Duthiers, dont les recherches toujours classiques ont eu le mérite de s'adresser à des types particulièrement importants pour la science. En nous donnant, sur le Dentale, une de ses monographies d'une si rare exactitude, si précises et si élégantes, l'illustre zoologiste a comblé d'un seul coup et pour longtemps une lacune profonde dans la connaissance du type des mollusques.

Mais la science progresse, le niveau moyen s'élève, et aucune province n'est si bien explorée, qu'on ne soit obligé d'y revenir périodiquement.

Le mémoire de de Lacaze-Duthiers sur le Dentale est extraordinairement complet pour l'époque où il a paru. J'ai eu amplement l'occasion de vérifier et d'admirer la scrupuleuse exactitude des données anatomiques qu'il renferme. L'on y trouve même des renseignements histologiques nombreux et exacts ; mais ils ne répondent pas aux questions que l'on s'est posées depuis l'époque où ont paru les *Recherches sur l'organisation du Dentale*, et il devenait indispensable de compléter à cet égard la connaissance de ce type important.

Le travail que je livre actuellement à la publicité a été commencé en août 1883. Je m'étais rendu à Roscoff dans l'intention d'embrasser dans mon étude à la fois l'embryogénie et l'anatomie microscopique de ce mollusque.

Grâce à l'hospitalité pleine de prévenances de M. de Lacaze-Duthiers, grâce à la bonne organisation de son laboratoire et à la richesse de la faune de Roscoff, j'ai pu obtenir un nombre considérable d'exemplaires adultes du *Dentalium entalis* (Desh.). Quelques-uns firent des pontes que je pus élever ; mais j'avais à peine commencé à utiliser le matériel embryologique récolté, quand parut le mémoire de Kowalevsky qui me fit renoncer à cette partie de mon entreprise. Restait l'histologie que j'ai pu étudier soit à l'aide du matériel recueilli à Roscoff, soit à l'aide de quelques exemplaires vivants que M. de Lacaze-Duthiers a eu l'obligeance de m'envoyer à Genève. J'ai dragué aussi dans les parages de Nice des centaines d'exemplaires du *Dentalium tarentinum* et *agile*, mais sans y rencontrer de particularités remarquables. Ma description s'adresse donc uniquement au *Dentalium entale* de Roscoff.

Les principaux résultats de mes études ont déjà paru sous forme d'extrait en 1885 dans les comptes rendus de l'Académie des sciences (t. 100, p. 1352). Depuis lors, de Lacaze-Duthiers a publié, dans le

même recueil, une note sur un point contesté (t. 101, p. 296), et, plus récemment, Plate a inséré, en septembre 1888, une notice sur l'histologie du Dentale, dans le *Zoologischer Anzeiger*. Cette notice est donc postérieure de trois années à la mienne ; l'auteur me cite, du reste, au long. Je reviendrai sur les divergences d'opinion qui subsistent entre Plate et moi.

La méthode de recherches a consisté en coupes et en dissociations. Les coupes ont été faites sur des exemplaires durcis à l'alcool ou aux acides, débarrassés de leur coquille après durcissement partiel, puis colorés en bloc au carmin-borax ou alunique, et débités au microtome après inclusion à la paraffine. Quelques sujets injectés au bleu de Prusse dans divers organes, ont été mis en tranches de la même façon, pour étudier avec plus de précision les voies suivies par le liquide coloré.

La seule difficulté sérieuse consiste à faire périr les animaux sans qu'ils se mettent à l'état d'extrême contraction. De Lacaze-Duthiers a déjà lutté contre cet inconvénient et l'a écarté en faisant périr lentement ces Mollusques dans une eau plus ou moins chargée d'acide prussique. J'ai employé aussi cette méthode, mais il me fallut chercher autre chose, parce que les exemplaires ainsi mis à mort ont déjà subi une décomposition partielle de certains tissus. L'épiderme et les glandes cutanées, l'épithélium de l'estomac, du foie et des reins se présentent sous un aspect qui diffère beaucoup de l'état normal. L'addition lente d'alcool ou d'une eau putréfiée et filtrée produit les mêmes effets, mais un peu plus vite, en sorte que les tissus sont moins macérés.

J'ai cherché longtemps, mais sans succès, un moyen de fixer l'animal subitement à l'état d'expansion et j'ai dû me résoudre à faire parallèlement deux séries de préparations, les unes avec des animaux étalés, les autres avec des exemplaires bien fixés, mais contractés, les contrôlant l'une par l'autre et prenant, sur les premières les dispositions topographiques, sur les dernières, les structures histologiques. Les animaux étalés ont été tués dans une eau putré-

fiée et additionnée d'alcool, puis fixés à l'alcool fort ou à l'acide picrochromique, en enlevant la coquille dès que toute trace de réaction musculaire avait disparu.

Pour les coupes qui devaient servir à l'histologie, la fixation a été faite dans l'alcool absolu ou dans les mélanges d'acide acétique, osmique, chromique et picrique, en proportions diverses. Les animaux à dissocier ont été placés dans l'alcool au tiers, parfois additionné d'eau de baryte ou de chaux, soit directement, soit après quelques minutes de fixation préalable à l'acide acéto-osmique.

Les détails histologiques ont été étudiés avec des objectifs apochromatiques à immersion homogène ; les dessins sont tous faits à l'aide de la chambre claire d'Abbe.

L'ECTODERME.

Toutes les surfaces libres du Dentale sont couvertes d'un épithélium simple. L'épaisseur de cette couche varie du tout au tout suivant les régions et suivant l'état de contraction ou d'extension des parties ; mais ces différences proviennent de la dimension et de la forme des cellules épithéliales, tantôt aplaties et membraniformes, tantôt cylindriques et allongées dans le sens perpendiculaire à la surface. Jamais elles ne se mettent sur plusieurs rangs, jamais on ne rencontre de stratifications superposées.

La seule région qui puisse faire naître un doute sur la valeur absolue de cette règle, est celle qui se trouve au-dessous du bourrelet marginal du manteau du côté de l'entrée de la cavité palléale (pl. V, fig. 1, pl. VI, fig. 6, *bm*). A l'état de contraction de l'animal, on croirait voir, en ce point, des cellules enchevêtrées et placées à divers niveaux; mais une coupe à travers la même région d'un animal bien étalé montre que les cellules sont sur un rang comme ailleurs.

Mais nous avons fait abstraction jusqu'ici, en parlant de l'ectoderme, de toute une catégorie de cellules qui, théoriquement, lui appartient, et dont la situation et les rapports suivent une règle

toute différente : nous voulons parler des cellules glandulaires.

Chez le Dentale, comme chez les Lamellibranches, les glandes cutanées abondent et sont toutes du type unicellulaire. Ce sont des éléments de l'ectoderme qui sont sortis du rang, s'enfonçant profondément dans les tissus sous-jacents et prenant un volume souvent centuple de celui de leurs congénères de la surface. Leur forme est celle d'une fiole à col étroit ou d'un concombre dont la queue serait représentée par le canal efférent très étroit de la glande.

Ces glandes sont de deux espèces. Les unes plus courtes et plus grosses (pl. VI, fig. 6 et 7, *gp*) sont remplies d'une substance hyaline, homogène, ou très finement granuleuse. Elles restent immédiatement sous-jacentes à l'épiderme contre lequel leur partie superficielle reste intérieurement appliquée. Leur forme est celle de sacs bien remplis dont l'entrée serait ficelée. L'orifice très rétréci vient se faire jour à la surface entre les cellules de l'épiderme, tandis que la partie correspondant au plein du sac commence immédiatement sous l'épiderme pour s'enfoncer dans les tissus dermiques. L'on cherche vainement le noyau de cette cellule glandulaire dans les parois ou dans le fond du sac. Il y a bien de nombreux noyaux aplatis tout autour de la glande, mais ils appartiennent au tissu conjonctif dans lequel celle-ci s'est enfoncée et qui lui fait une sorte de gaine. Cependant, ce noyau existe ; mais pour le reconnaître, il faut trouver des glandes dont l'axe soit bien parallèle au plan de la coupe (pl. VI, fig. 5, 7, *gpn*). L'on voit alors, du fond du sac, partir un prolongement mince qui s'atténue encore plus loin et puis se renfle brusquement pour prendre l'aspect d'une cellule arrondie avec son noyau (fig. 7, *gpn*). Le renflement et le pédoncule sont formés de protoplasme, sans mélange de sécrétion qui commence seulement à l'endroit où le pédoncule élargi s'insère dans le fond du sac. En d'autres termes, nous avons affaire à des glandes unicellulaires très allongées, présentant au fond le noyau entouré de sarcode, et distendues dans la partie voisine de l'épiderme par l'accumulation de leur propre sécrétion. Pour ne rien préjuger quant à

la fonction que nous ne connaissons pas, nous les appellerons *les glandes hyalines*.

Les autres glandes sont beaucoup plus longues et leur contenu est d'un grain très grossier. Nous les nommons : *glandes granuleuses* (pl. VI, fig. 6 et 7, *gm*). Leur canal efférent, très long et effilé, passe entre les glandes hyalines et vient déboucher par un pore de même diamètre que le canal. La partie glandulaire s'enfonce, comme un long boyau, dans les tissus profonds, passant entre les fibres musculaires et se renflant graduellement. La forme de ces glandes varie à l'infini suivant l'état de contraction ou d'expansion des tissus et la disposition des parties voisines sur lesquelles leur contenu plastique les oblige à se mouler. Elles n'ont pas de corps cellulaire distinct du reste, et c'est dans la paroi de leur partie la plus profonde qu'on trouve le noyau lenticulaire situé dans l'épaisseur d'une couche superficielle de protoplasme. Son affinité pour le carmin varie d'une glande à l'autre, et il en est de même de la masse sécrétée qui tantôt se colore en rouge foncé, de la nuance de la garance, tantôt ne présente qu'une teinte rosée. Ces différences électives qui se rencontrent sans règle apparente chez des glandes voisines semblent pouvoir s'expliquer par l'état d'activité des unes, l'ancienneté de la sécrétion des autres.

Ces deux sortes de glandes se rencontrent dans le bourrelet qui forme le bord du manteau, et cela aussi bien à l'orifice inférieur qu'à l'orifice supérieur du tube palléal. On n'en trouve pas ailleurs. Elles sont plus grosses et plus nombreuses dans le bourrelet de l'orifice supérieur (pl. VI, fig. 6) au point de former une partie importante de sa masse. Elles débouchent toutes sur la face externe de ce bourrelet[1], celle qui apparaît comme une sorte de marge conique entourant le pied, et qui, s'épanouissant en collerette, vient même se rabattre partiellement sur le bord de la coquille, lorsque l'animal est dans son état de pleine expansion. Ici, leurs canaux effé-

[1] Voyez la description parfaitement juste de ce bourrelet dans de Lacaze-Duthiers, *Organisation du Dentale* (*Annales des sciences naturelles*, 4e série, t. VI, p. 321).

rents sont mélangés, mais on peut remarquer cependant que les glandes hyalines sont plus nombreuses vers le bord supérieur du bourrelet, et qu'elles règnent seules au bord même. Inversement, les glandes granuleuses sont plus serrées vers le bord inférieur, celui qui se trouve plus près du rebord de la coquille, et finissent par former à elles seules une zone glandulaire dans cette région. Les deux sortes de glandes sont plus petites au bord libre du bourrelet, plus grandes à son bord externe et inférieur (pl. VI, fig. 6).

Près de l'orifice inférieur du tube palléal se trouve un second bourrelet glandulaire contenant les mêmes éléments. Les glandes ne se trouvent pas dans la partie mince et étalée que de Lacaze-Duthiers nomme le pavillon, mais dans le bourrelet circulaire qui occupe la base de ce dernier et fait saillie dans le tube palléal[1]. Elles débouchent ici pêle-mêle dans une zone assez étroite. Sur une coupe longitudinale elles forment un éventail, le fond des glandes représentant la partie étalée, leurs canaux excréteurs, la partie de l'éventail qu'on tient à la main. Les glandes de l'une et de l'autre espèce sont notablement plus petites qu'au bourrelet supérieur.

La fonction de ces glandes est inconnue et ne pourrait être établie que par des expériences d'une exécution malaisée. Mais à défaut de connaissances positives, il sera peut-être permis d'émettre une présomption. Les deux bourrelets sont situés l'un au point par lequel la coquille s'accroît, l'autre à l'endroit où elle répare et régularise ses cassures et gagne en épaisseur. De là à admettre que le tissu glandulaire joue un rôle dans la formation de la coquille, il n'y a qu'un pas. La situation des pores glandulaires en un point qui ne touche le bord de la coquille que par moments, lorsque l'animal est en pleine extension, implique une intermittence qui expliquerait les stries de croissance. Néanmoins la question reste ouverte.

Il est difficile de ne pas attribuer à l'ectoderme mince, recouvert par

[1] Je ne décris pas à nouveau ces parties; je ne saurais le faire mieux que de Lacaze-Duthiers, *Organisation du Dentale* (*Annales des sciences naturelles*, 4e série, t. VI, p. 324).

la coquille, la faculté de concourir à la formation de cette dernière par la sécrétion de couches d'épaississement, car la coquille s'épaissit sans cesse dans toute son étendue, et sa surface interne se montre parfaitement lisse, sans trace aucune des stries de croissance si visibles à la surface externe. A ne considérer que le test calcaire, si bien décrit par de Lacaze-Duthiers, on arrive à la conclusion que son origine est double, et que deux sécrétions distinctes doivent concourir à son édification.

Les deux sortes de glandes que nous venons de décrire ont été confondues par Plate en une seule [1]. En revanche, cet auteur parle d'une région glandulaire située au côté interne du manteau, au-dessous de la zone gélatiniforme de ce dernier (voir notre pl. VI, fig. 6, *bm*). Il y a bien effectivement en cet endroit un épithélium épais à grosses cellules, mais ces éléments ne sont pas nettement et exclusivement glandulaires; ils ressemblent à ceux de l'endoderme et constituent un épithélium à caractère glandulaire bien plutôt qu'un amas de glandes unicellulaires.

L'ectoderme semble garni de cils vibratiles dans la majeure partie de son étendue. La région recouverte par la coquille semble seule en être totalement dépourvue, tandis que les tentacules buccaux, les lèvres, le sillon du pied, portent une toison forte et serrée.

L'intérieur du tube palléal est cilié aussi en partie, et présente vis-à-vis de la région anale une série de zones transversales de cils puissants. Chez une espèce très transparente de Dentale que j'ai draguée dans les bouches de Bonifacio, j'ai pu constater chez le vivant la présence de quatorze de ces zones ; je ne sais quel est leur nombre chez le *Dentalium entale,* mais j'incline à croire que ce nombre est plus considérable.

Nous reviendrons plus bas sur la constitution de l'ectoderme des tentacules buccaux et des lèvres.

[1] L. Plate, *Bemerkungen zur Organisation der Dentalien* (*Zool. Anzeiger,* n° 288, p. 509, du 17 septembre 1888).

L'ÉPITHÉLIUM DU TUBE DIGESTIF.

Si nous nous placions au point de vue de l'histogenèse stricte, nous aurions à décrire séparément la région du tube digestif qui provient de l'endoderme, et celle qui dérive de l'enfoncement secondaire de l'ectoderme. On sait que chez les Mollusques en général, la bouche, la radule et une partie tout au moins de l'œsophage, ainsi que l'anus et peut-être la portion terminale du rectum, sont tapissés par un épithélium distinct par son origine de celui du foie, de l'estomac et de l'intestin. Ce dernier est endodermal, l'autre, ectodermal par son origine. Mais cette distinction purement théorique n'aurait aucune utilité dans une description histologique, d'abord à cause de l'incertitude qui règne sur le lieu précis où doit se placer la limite, et ensuite parce que ces différences blastodermiques ne répondent à aucune différence histologique. Nous en laisserons donc le monopole aux travaux d'embryogénie, et nous éviterons les mots d'ectoderme et d'endoderme pour ne parler que de l'épithélium du tube digestif.

Cet épithélium ne forme qu'une couche unique relativement profonde, car les cellules sont allongées dans le sens perpendiculaire à la surface et disposées en palissade. Nous pouvons distinguer deux états dans ce revêtement cellulaire, l'un cilié, l'autre glandulaire, qui occupent chacun certaines régions du tube digestif. Il ne faudrait cependant pas croire qu'il s'agisse d'espèces histologiques distinctes dès l'origine, car on voit souvent, au sommet d'une cellule glandulaire, un lambeau de toison ciliaire qui se détache lorsque la cellule entre en pleine sécrétion. Il est donc probable que ces cellules portent toutes des cils à l'état de jeunesse, et je ne serais pas trop étonné d'apprendre qu'une cellule glandulaire peut redevenir momentanément ciliée.

Les lèvres et les appendices foliacés qui entourent l'entrée de la bouche ainsi que la cavité buccale et celles des abajoues portent un épithélium cilié à cils forts et allongés. Les saillies des replis qui

séparent intérieurement les abajoues l'une de l'autre et de l'œsophage, sont, en revanche, garnies de cellules glandulaires dont la face libre est enveloppée de masses de sécrétion (pl. VII, fig. 11), mais ne porte presque nulle part de cils. Les parois de la poche où se meut la radule sont glandulaires aussi, mais composées de cellules plus petites que dans la région buccale.

Les cellules ciliées présentent une particularité intéressante, que je crois très répandue dans le règne animal, mais qui est plus spécialement nette chez le Dentale. Les cils sont implantés sur une couche plus transparente que la portion sous-jacente de la cellule (pl. VII, fig. 12, *ctr*). En y regardant de près, on voit cependant des lignes pâles qui traversent cette couche de part en part et paraissent correspondre exactement aux cils. Au milieu de chacune de ces stries se voit un petit corpuscule fortement coloré en rouge (pl. VII, (fig. 12, *cr*), de même que le noyau, sur des préparations traitées avec un carmin donnant la coloration nucléaire (méthode de Grenacher) ; les petits points correspondent chacun à un cil. Enfin, la partie de la cellule située entre le noyau et la couche transparente est parcourue par des stries et des lignes à peu près perpendiculaires à la surface, et qui semblent encore faire suite aux cils et à leurs prolongements à travers la couche hyaline. Eberth et Engelmann avaient déjà signalé une striation analogue dans les cellules épithéliales de *Cyclas cornea*. Quant aux petits points à coloration nucléaire de la base des cils je crois avoir été le premier à les signaler et cela précisément chez le Dentale [1] et chez des Infusoires de la famille des Tintinnodea. Depuis lors j'ai rencontré la même disposition dans beaucoup d'autres cellules ciliaires. Je n'émets aucune supposition quant à son rôle physiologique.

Les cellules sécrétantes de l'épithélium se reconnaissent aisément à l'aspect boursouflé de leur contenu et à la forme déchiquetée de leur extrémité libre. Dans l'intérieur se distingue tantôt une

[1] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1885, *loc. cit.*

grande vésicule hyaline située au fond de la cellule et repoussant le noyau dans la partie voisine de la surface, tantôt une collection de vésicules plus petites ou bien une seule vésicule dans la partie superficielle (pl. VII, fig. 11), et alors le noyau se montre au milieu ou dans la partie la plus profonde de la cellule. A la surface même se voient des vésicules semblables à celles de l'intérieur, les unes sorties et devenues libres, les autres encore adhérentes à la surface épithéliale à laquelle elles donnent l'aspect déchiqueté que nous avons déjà mentionné. L'observation directe et prolongée du tissu vivant serait nécessaire pour permettre de porter un jugement sur la signification physiologique de ces dispositions; mais il semble probable, ou tout au moins admissible, que ces diverses formes ne sont que les états physiologiques successifs de chaque cellule glandulaire pendant les diverses phases de la sécrétion.

Sur les côtés de la radule, les cartilages forment des saillies arrondies proéminant dans la cavité du sac où se meut cet organe. Ces saillies sont recouvertes d'un épithélium singulier et qui mérite une description spéciale. Les cellules épithéliales sont placées obliquement et s'inclinent toutes vers le point où la radule prend naissance (pl. VII, fig. 14, *cp*). Vues de profil, elles ont une forme de losange; et l'un des angles aigus du losange se prolonge en une palette cornée (fig. 14, *p*) dont la longueur atteint environ une fois et demie le plus grand diamètre de la cellule. La substance de la palette doit être chitineuse ou quelque chose d'approchant, car les alcalis et les acides restent sans action sur elle à la température ordinaire. La palette n'est pas implantée dans la cellule; au contraire, elle est emboîtante et se divise en deux lamelles qui accompagnent les deux faces voisines du losange et se perdent insensiblement (pl. VII, fig. 14, *p*). Le reste de la palette, c'est-à-dire sa partie libre, est homogène, malgré l'action successive des divers réactifs, et à peine strié en long. Ces palettes sont-elles mobiles ou rigides? Faut-il se les représenter battant à la manière des rames des cténophores ou bien forment-elles une simple brosse à poils orientés dans un

seul sens et servant à retenir les parties qui tendent à échapper à l'action de la radule? Autant de questions qui doivent rester ouvertes.

Au fond du sac de la radule se trouve une région intéressante, celle où l'épithélium donne naissance aux dents et à la lamelle élastique de cet organe de trituration. Sur une certaine longueur, l'épithélium générateur est arrangé en gradins, et les cellules, fort allongées, se présentent, dans une coupe longitudinale, comme disposées en gerbes dont chacune constitue un gradin, Au-dessus de chaque gradin se voit une dent en voie de formation encore transparente et incolore, tandis que les dents formées ont une couleur brun foncé. Les plus jeunes ne comprennent encore que le sommet de la dent, celles qui sont plus avancées dans leur formation présentent la partie moyenne et même la base. La lamelle qui les relie paraît être sécrétée par la même couche épithéliale qui donne naissance aux dents et cela en tout dernier lieu, lorsque ces pièces ont acquis leur forme définitive. L'épithélium à gradins se continue sur les côtés et en haut dans cet épithélium à palettes que nous venons de décrire, et l'on peut dire qu'il s'agit simplement de deux variétés d'une même sorte de tissu : cellules à productions cornées individuelles (palettes) et cellules à productions cornées collectives (dents).

Il resterait à savoir comment se comporte cet organe odontogène pendant la naissance successive des nouvelles rangées de dents qui s'ajoutent au bord postérieur de la radule à mesure que l'animal grossit et que la bandelette s'allonge. Étant donnée la forme complexe de la matrice épithéliale, un déplacement de cette dernière ou des dents en voie de formation semble inadmissible, et l'on est amené à présumer que de nouveaux bourrelets ou gradins dentaires doivent s'ajouter en arrière de ceux qui existent, tandis que les plus anciens se résorberaient. Telle est du moins l'explication qui semble la plus naturelle.

L'œsophage est tapissé dans toute sa longueur d'un épithélium

glandulaire, mais il serait possible qu'il portât par places des cils vibratiles ; ces cils ne sont pas conservés sur mes préparations, mais l'aspect d'une partie des cellules donne à penser qu'elles peuvent avoir porté des cils vibratiles. Sur les coupes transversales de l'œsophage, ce qui frappe à première vue, ce sont les saillies que l'épithélium forme dans la cavité du canal. Ces saillies répondent aux sillons longitudinaux de la surface externe que de Lacaze-Duthiers a fort bien vus et figurés. Elles sont constituées par des cellules disposées en éventail et partant toutes du point qui correspond au fond d'un sillon pour aller, en divergeant, dans la cavité de l'organe.

L'estomac est assez mal délimité soit du côté du foie, soit du côté de l'œsophage et de l'intestin. Son épithélium tient le milieu entre celui de ces divers organes. Il est glandulaire (pl. VII, fig. 13), formé de cellules granuleuses, compactes, mais portant à leur extrémité libre des amas de sécrétion (*ss*) que l'on voit tantôt attenants à la cellule, tantôt en train de se détacher et reliés à cette dernière par un pédicule plus ou moins long. Ils semblent enveloppés d'une membrane qui se continue dans le pourtour de la cellule et se plisse, en s'étirant, à mesure que les masses sécrétées s'éloignent de leur point d'origine. Mais une préparation fraîche, obtenue par raclage de la muqueuse, montre qu'il s'agit ici d'une couche molle et plastique à laquelle les réactifs durcissants donnent un faux air de membrane.

Le foie est un ensemble de cæcums s'ouvrant dans l'estomac[1]. La muqueuse de ces deux organes diffère d'une manière très frappante; mais la transition est graduelle, en sorte que les limites précises ne sont pas plus faciles à déterminer par l'histologie que par l'anatomie. Tous les cæcums du foie ne sont formés que d'une simple couche épithéliale à cellules relativement larges et peu profondes (pl. VIII, fig. 16). Déjà à l'œil nu, ce tissu frappe par sa couleur foncée, brunâtre, toute différente de celle du reste du tube digestif. Sous une

[1] Voyez, pour la description de cet organe, de Lacaze-Duthiers, *Organisation du Dentale* (*Annales des sciences naturelles*, 4e série, t. VI, 1856, p. 265).

bonne lentille à immersion homogène, il est facile de constater dans les cellules de l'épithélium hépatique une texture à part que je vais chercher à décrire.

Le sarcode a une texture tout à fait spongieuse. Sur une coupe (pl. VIII, fig. 16) on voit un système de grosses mailles dont les trabécules ont eux-mêmes un aspect irrégulier et déchiqueté. Cet aspect vient de ce que ces trabécules eux-mêmes sont percés d'un système de cavités plus petites, comme dans une éponge. Dans les grandes mailles de la partie moyenne de la cellule et du voisinage du noyau, se voient des globules (fig. 16, *gh*) assez réfringents et de grandeur assez uniforme. Dans les mailles de la partie plus superficielle on ne voit rien ou tout au plus un petit globule par-ci par-là. Cette sorte de sécrétion interne ressemble beaucoup à celle qu'on observe dans les cellules hépatiques des vertébrés, ce qui ne veut pas dire que la nature chimique de la sécrétion soit la même. Elle pourrait différer du tout au tout sans que le processus visible de la sécrétion en fût affecté.

Entre les cellules hépatiques développées s'en trouvent d'autres plus petites, appliquées contre la membrane qui enveloppe l'organe, dont le sarcode à peine réticulé se charge volontiers de carmin. Ce sont sans doute des cellules hépatiques jeunes ou de remplacement.

Le noyau est à peu près sphérique, muni d'une enveloppe à double contour et renferme presque toujours un seul gros nucléole et une substance chromatique en forme de cordons irréguliers (pl. VII, fig. 15). Les morceaux de cordon un peu longs décrivent des méandres, les plus petits sont des fragments ressemblant à des virgules, à des *B* et à des *C*. Avec une foi robuste on y pourrait voir un boyau continu, mais cette vertu nous manque et nous ne pouvons y reconnaître que ce qu'on voit, à savoir des fragments plus ou moins longs.

L'intestin est tapissé d'un épithélium en partie glandulaire, en partie vibratile. Il décrit une courbe compliquée que l'on comprend

facilement par la simple inspection des figures de de Lacaze-Duthiers[1] et mieux encore par la lecture du texte. Nous n'avons pas à y revenir. Il se termine par un anus situé dans la cavité palléale, au milieu de la face ventrale de l'animal, et qui reçoit les canaux excréteurs d'une glande, déjà vue par de Lacaze-Duthiers[2] et dont nous devons indiquer la structure histologique.

Il ne s'agit pas d'une glande unique nettement délimitée, mais d'une masse glandulaire enveloppant, comme un manchon, l'intestin rectal. Le terme de manchon n'est pas tout à fait juste, car l'organe est presque nul sur la face supérieure ou orale du rectum et fait poche sous la face inférieure, celle qui regarde vers le sommet de la coquille. A première vue il semble que ce soit une masse compacte, mais l'étude comparée des dessins des coupes successives nous apprend qu'il s'agit en réalité d'une série de glandes s'ouvrant dans le rectum par au moins six canaux excréteurs distincts. Chacun de ces canaux correspond à un amas de petits acini disposés en grappe. Les acini enfin (pl. V, fig. 4) sont de petites poches arrondies formées de cellules épithéliales qui remplissent aux trois quarts la poche. Chacune de ces cellules porte un faisceau de cils vibratiles (fig. 4, *c*) longs et forts, et tous ces cils s'étendent à travers l'espace libre de la pochette glandulaire jusque dans le canal excréteur.

Les cellules épithéliales n'ont pas un caractère glandulaire marqué; d'après le simple examen au microscope, il est impossible d'indiquer ce que leur sécrétion peut être, ni même d'affirmer que leur fonction soit de sécréter quelque chose. Si nous avons donné à l'organe le nom de glande, c'est uniquement à cause de sa forme générale ; car nous n'avons aucune preuve que son rôle physiologique soit celui que ce terme implique.

Le contenu des poches et des canaux est d'une nature fort inattendue : l'on y trouve des produits génitaux. Chez les mâles, ce sont

[1] *Organisation du Dentale* (*Annales des sciences naturelles*, 4e série, t. VI, pl. VIII, fig. 1, et p. 270).

[2] *Loc. cit.*, t. VII, p. 42 et suiv.

des paquets de zoospermes, les uns à peu près mûrs, les autres en voie de développement (pl. V, fig. 4, z). L'état de maturité incomplète de la plupart des éléments mâles s'accuse par la forme des têtes et par le groupement en faisceaux. Chez les femelles on trouve, mais rarement, des œufs peu nombreux et arrivés déjà à ce point de développement où la vésicule germinative a disparu.

Cette constatation devait conduire à rechercher si cet organe ne serait pas en relation avec les voies d'expulsion des produits génitaux et cela d'autant plus que je n'ai pas réussi à trouver de canaux permanents pour cet usage. Mais le résultat de cet examen a été négatif. La glande est close de toutes parts sauf du côté de l'intestin.

L'explication se trouve sans doute dans une observation faite par de Lacaze-Duthiers qui a vu l'anus exécuter des mouvements alternatifs semblables à ceux de la déglutition. En ajoutant du carmin à l'eau, ce savant éminent a vu les particules colorées pénétrer dans le bulbe rectal et ses appendices sans jamais aller au delà. Il se peut donc fort bien que les produits génitaux soient aspirés avec l'eau de la cavité palléale par les mouvements de déglutition de l'anus. Mais leur état de maturité souvent incomplète en ce qui concerne les zoospermes attend son explication.

Si le rectum, avec ses appendices, joue le rôle d'organe respiratoire, comme le suppose de Lacaze-Duthiers, et rien dans la structure de ces parties ne s'oppose à cette interprétation, la présence des produits génitaux dans les poches dépendant de l'intestin terminal serait purement fortuite ; je m'étonnerais seulement de la constance avec laquelle je les ai rencontrés dans cette situation. Si cet organe sert à introduire de l'eau dans l'organisme, comme le pense aussi de Lacaze-Duthiers, il doit posséder des orifices internes que je n'ai jamais vus et les produits génitaux auraient pu y parvenir par une autre voie.

Dans toute l'étendue de l'intestin, de la bouche jusqu'à l'anus, l'épithélium intestinal repose sur une membrane anhiste, apparemment très élastique et assez épaisse pour présenter un double con-

tour. Très facile à voir dans les endroits où l'intestin est contracté, cette lamelle continue demande une lentille puissante pour être suivie dans les parties dilatées, mais elle existe partout.

Autour de la membrane vient une gaine de composition variable suivant les endroits, et formée de tissu conjonctif et de muscles. Seulement ces muscles ne constituent pas une tunique musculaire continue ; loin de là, ils n'accompagnent l'intestin que par places, par petits faisceaux aplatis qui comprennent chacun cinq à dix fibres dirigées dans les sens les plus divers. Il n'y a donc pas une superposition de fibres longitudinales et de fibres transversales. Ces faisceaux, après avoir accompagné l'intestin sur une certaine longueur, le quittent souvent pour traverser le tissu conjonctif et se porter soit sur une autre anse intestinale, soit pour aller rejoindre les muscles de la paroi du corps ou ceux du diaphragme, ou bien encore ceux de la base du pied. De là ces nombreuses brides qui rendent si difficile la dissection de l'intestin, ce dont de Lacaze-Duthiers se plaignait à bon droit[1]. Les intervalles entre les faisceaux de fibres sont remplis par un tissu conjonctif qui ressemble au tissu conjonctif des embryons des vertébrés. Ce même tissu recouvre les portions de la surface intestinale qui sont dépourvues de muscles.

La musculature intestinale n'est puissante qu'à l'anus, où elle forme un sphincter, et autour de la poche de la radule ; les muscles puissants qui mettent cet organe en mouvement ont été décrits par de Lacaze-Duthiers avec autant de soin que de justesse.

LE SYSTÈME NERVEUX.

Je n'ai pas à revenir sur la disposition générale des ganglions, si bien décrite dans l'*Organisation du Dentale*[2]. Mais je dois insister sur leur structure histologique que personne n'a encore fait connaître.

[1] De Lacaze-Duthiers. *Organisation du Dentale* (*Annales des sciences naturelles*, 4e série., t. VI, p. 272).

[2] *Loc. cit.*, t. VI, p. 360 et suiv.

Les ganglions nerveux sont composés de trois tissus : 1° les grosses cellules ganglionnaires; 2° les petites cellules ganglionnaires et 3° le tissu fibrillaire.

Ces trois tissus comprennent les éléments nerveux et du tissu conjonctif dont la disposition varie pour s'adapter à celle des cellules nerveuses.

Ces trois sortes de tissus nerveux ne sont pas entremêlées, mais se répartissent suivant des règles déterminées que nous allons esquisser.

Les deux ganglions cérébroïdes ne sont en réalité qu'un seul ganglion subdivisé par un étranglement situé dans le plan sagittal. S'ils n'étaient reliés entre eux que par la substance fibrillaire, nous devrions les considérer comme deux ganglions distincts ; mais, la substance à grosses et à petites cellules ganglionnaires s'étendant sans interruption d'un ganglion à l'autre, nous sommes obligés d'y voir un organe unique, subdivisé mais non pas divisé.

Il en est de même des rapports des ganglions cérébroïdes avec leurs prolongements postérieurs que Plate prétend séparer du reste du ganglion sous le nom de ganglions pleuraux[1]; cette donnée est évidemment erronée et la description de de Lacaze-Duthiers a été attaquée fort à tort par l'auteur cité.

Le tissu à grosses cellules ganglionnaires forme la couche corticale sur la face ventrale, les faces latérales et les côtés inférieurs de la masse ganglionnaire. Son épaisseur moyenne est égale au quart environ du diamètre du ganglion.

Le tissu à petites cellules ganglionnaires occupe la face dorsale, en y comprenant les parois du sillon vertical qui règne sur cette face; il s'étend jusqu'au bord inférieur des ganglions et jusqu'à leur bord supérieur, recouvrant même toute leur extrémité supérieure. Latéralement il ne s'étend qu'à la moitié de la distance qui sépare le sillon du bord latéral. Mais une bande détachée de ce même tissu occupe le bord latéral sur presque toute sa longueur et interrompt,

[1] Plate, *loc. cit.*, p. 510.

en cet endroit, la couche des grosses cellules. L'épaisseur de la couche des petites cellules est inégale; elle atteint son maximum le long des parois du sillon, où elle occupe la moitié ou les trois quarts de l'épaisseur totale, et son minimum dans les bandelettes latérales.

La substance fibrillaire qui correspond à la substance blanche du cerveau des vertébrés, occupe tout l'intérieur des ganglions et vient interrompre la substance corticale partout où un nerf ou une commissure prend naissance, car elle est en continuité avec le tissu fibrillaire du nerf. Elle occupe toute la partie axiale du détroit qui relie la moitié droite à la moitié gauche du ganglion cérébroïde. Du côté ventral (pl. VII, fig. 10) elle occupe le fond du sillon de séparation, car la couche des grosses cellules ne s'étend pas sans interruption d'une moitié à l'autre du ganglion. Il n'en est pas de même du côté dorsal, où la couche des petites cellules ganglionnaires est commune aux deux moitiés de l'organe.

Dans les ganglions pédieux (pl. VIII, fig. 17) il n'y a pas la même distinction de deux sortes de tissu ganglionnaire. Toute la couche corticale, sauf aux points de sortie des nerfs, est constituée par des cellules ganglionnaires de grandeur moyenne, et tout l'intérieur est occupé par de la substance fibrillaire. Cette dernière est la seule qui s'étende sans interruption d'un ganglion à l'autre et qui forme la commissure. Il s'agit donc ici d'une véritable paire de ganglions.

Les autres ganglions ne méritent pas ce nom au point de vue histologique. Ils n'ont point de couche corticale continue, mais seulement quelques cellules ganglionnaires dispersées, comme on en rencontre aussi dans les gros troncs nerveux et en divers points de bifurcation des nerfs. Ce sont sans doute ces cellules qui ont trompé Plate et lui ont fait affirmer que les fibres nerveuses sont nucléées[1].

La couche corticale à grosses cellules du ganglion cérébroïde est formée de belles cellules ganglionnaires pyriformes ou légèrement

[1] Plate, *loc. cit.*, p. 511.

étoilées (pl. VII, fig. 10, *gl*). Elles sont à peu près parallèles entre elles, c'est-à-dire que leur grand axe est perpendiculaire à la surface externe du ganglion. L'extrémité interne, étirée, se prolonge en un gros filament unique qui se rend directement dans la substance fibrillaire. Les filaments nerveux sont généralement groupés par petits faisceaux de cinq à six brins provenant de cellules situées à diverses hauteurs, en sorte que si l'on pouvait isoler un de ces faisceaux avec les cellules afférentes, on obtiendrait quelque chose d'analogue à un épi ou à une inflorescence de glaïeul.

J'ai vainement cherché d'autres prolongements nerveux; les angles saillants des cellules étoilées finissent tous en pointe, sans donner naissance à aucun prolongement visible avec les plus forts grossissements dont je dispose (immersion homogène apochromatique, 3 millimètres de foyer, et oculaire 18). J'ai bien vu, et même souvent, des semblants de filaments partant du pourtour de la cellule, surtout dans des préparations mal coagulées à l'acide chromique. Mais un histologiste exercé saura distinguer ces coagulations accidentelles et ne les confondra pas avec des filets nerveux, comme l'a fait Plate[1]. Je suis donc forcé de tenir ces cellules pour unipolaires. L'on sait que ce genre d'éléments centraux n'est pas rare, mais qu'en isolant le filament nerveux sur une certaine longueur, l'on a souvent pu le voir se bifurquer en deux branches différentes d'aspect et de grosseur. J'ai donc cherché s'il n'en serait pas de même chez le Dentale et crois avoir effectivement vu parfois le filament unique provenant d'une cellule ganglionnaire se séparer en deux fils cheminant à angle droit du premier et dans des directions opposées. C'est une chance rare que de trouver un filament qu'on puisse suivre depuis la cellule jusqu'au point de bifurcation, et dont les branches s'écartent dans le plan de la coupe; aussi serais-je très porté à croire que le fait est général pour les cellules ganglionnaires du Dentale, bien qu'il ne m'ait pas été donné de le voir avec

[1] Plate, *loc. cit.*, p. 510.

certitude plus de deux ou trois fois. Je n'ai remarqué aucune différence de calibre entre les deux branches à leur point de départ.

Les cellules ont un protoplasme d'aspect mat, granuleux, surtout dans la partie qui entoure le noyau, et sans membrane distincte à la surface. Le noyau est relativement très gros, muni d'une enveloppe bien nette, d'un nucléole unique assez gros et très constant, et d'un contenu où la chromatine se dispose par petits fragments courbés qui font penser à du vermicelle brisé ou à un tas d'asticots (pl. VII, fig. 10, *n*).

Entre les cellules nerveuses se voient d'autres éléments d'aspect tout différent. Ce sont de petites cellules étoilées (pl. VII, fig. 10, *ng*), à prolongements longs et irréguliers. Le corps de ces cellules est homogène et sans granulations ; le noyau est petit et rempli d'une masse à peu près homogène de chromatine qui ne prend pas fortement le carmin. Elles sont nombreuses dans le voisinage de la surface extérieure de la couche ganglionnaire et près de sa limite avec la substance fibrillaire interne. Il y en a aussi quelques-unes au milieu de l'épaisseur de la couche corticale, mais clairsemées. Entre les cellules ganglionnaires se voient des fragments membraneux, des lignes dichotomisées qui sont la coupe optique de ces lambeaux. En les suivant attentivement, on les voit très souvent se relier aux prolongements des cellules étoilées, en sorte qu'il n'est guère douteux que tout ce système de trabécules membraneux soit simplement la dépendance des cellules étoilées. Ces dernières, en revanche, sont totalement indépendantes du système des fibrilles nerveuses. Nous pouvons donc, sans crainte d'erreur, les tenir pour de la névroglie.

La substance, à petites cellules ganglionnaires, présente en somme la même structure que l'autre, mais d'une façon moins nette. Les cellules nerveuses plus petites se confondent facilement avec celles de la névroglie qui conservent partout les mêmes dimensions. Leur arrangement moins régulier ne permet pas de voir si facilement qu'elles sont unipolaires. Enfin le nombre plus grand des fibrilles ne

m'a pas permis d'en suivre une jusqu'à son point de bifurcation ; mais je me garde d'attribuer une importance quelconque à ce résultat négatif. Pour s'y retrouver, il faut d'abord étudier à fond une substance corticale à grosses cellules. Les analogies deviennent alors frappantes, et l'on reconnaît que la substance à petites cellules ganglionnaires ne diffère de l'autre que par les proportions.

La substance fibrillaire est uniquement composée de fibrilles dont les faisceaux se croisent en tous sens. Les cellules de la névroglie en sont totalement exclues et les réactifs colorants démontrent l'absence totale de toute espèce de noyaux, excepté celui de quelque cellule ganglionnaire hors rang. Les fibrilles sont pâles, dépourvues de toute espèce de gaine et de grosseurs assez uniformes. Ces mêmes fibrilles se retrouvent dans les troncs nerveux ; elles ne présentent pas de différences appréciables suivant les régions et la nature musculaire ou sensorielle des organes auxquels elles sont destinées.

Les ganglions sont enveloppés d'une membrane épithéliale formée de cellules plates, comme un dallage (pl. VII, fig. 10, *d*), et losangées. Les noyaux, comme ceux de la névroglie, ont pris cette texture homogène qui dénote les éléments dont la faculté de reproduction est abolie. Par places, comme par exemple dans le sillon ventral (pl. VII, fig. 10, *ds*), cet épithélium se relie par des traînées de cellules au tissu conjonctif de la cavité du corps.

Il est facile de suivre les nerfs sur les séries de coupes ; j'ai pu vérifier ainsi et reconnaître l'exactitude de la description de de Lacaze-Duthiers. Il eût été même facile de poursuivre les dernières ramifications dans les organes beaucoup plus loin que ne l'a fait l'auteur que je cite ; mais il ne m'a pas semblé que la science y gagnerait quelque chose d'utile ou de proportionné à la peine que coûterait ce travail.

LES MUSCLES.

Au point de vue histologique, toutes les fibres musculaires du Dentale, à quelque organe qu'elles appartiennent, ont toujours la

même structure. Ce sont de très longues fibres, de section ovale ou circulaire, que la pression réciproque rend plus ou moins polyédriques. Leur longueur seule varie ; très longues dans les organes de la locomotion, elles sont plus courtes lorsqu'elles accompagnent l'intestin. Leurs extrémités sont effilées et se terminent entre les cellules conjonctives. Elles adhèrent entre elles plus que par un simple contact, car j'ai démontré déjà en 1885[1] que les fibres musculaires dissociées, après avoir été bien fixées, présentent à leur bord de fines dentelures (pl. VIII, fig. 18 et 19, *d*). J'ai émis l'opinion que ces dents sont en réalité de petits ponts de substance qui reliaient entre elles les fibres voisines et qui ont été rompus par le fait de la dissociation. Depuis lors, le même fait a été reconnu par d'autres auteurs chez les fibres musculaires lisses d'autres animaux. Il se pourrait donc qu'il eût une portée très générale. Chez le Dentale il est facile à mettre en évidence pourvu que l'on ait à sa disposition un fort objectif à immersion homogène et qu'on examine le muscle dans l'alcool faible qui a servi à la macération et non pas dans de la glycérine. Dans ces conditions on distingue aussi les fibrilles qui composent la fibre musculaire (pl. VIII, fig. 18, *f*), toutes droites et parallèles entre elles. Je n'ai pas rencontré chez le Dentale cet enroulement spiral des fibrilles de chaque fibre qui est si fréquent chez d'autres mollusques.

Chaque fibre est munie d'un noyau situé vers le milieu de sa longueur et allongé dans le sens de la fibre. Les coupes transversales nous apprennent que ce noyau n'est ni central ni superficiel, mais toujours excentrique. Il est incrusté dans la fibre de telle façon, qu'il touche à la surface par une petite partie de sa section ; d'autres fois il est entièrement enfoncé dans la substance musculaire, mais latéralement et de telle sorte, qu'une de ses faces n'est recouverte que par une seule couche de fibrilles.

Je ne sais s'il existe des fibres à plusieurs noyaux. Je n'en ai pas

[1] *Sur l'anatomie microscopique du Dentale* (*loc. cit.*).

rencontré; mais je dois ajouter que je n'ai pas réussi à isoler sans rupture les très longues fibres qui se rencontrent par exemple dans les muscles rétracteurs.

Les fibres des filaments buccaux sont aussi très longues. Elles sont plus aplaties que celles du corps, rubanées, et leurs noyaux touchent à la surface par près de la moitié de leur étendue (pl. VI, fig. 8, *m* et p. 137).

La quantité de sarcode granuleux qui entoure le noyau, surtout à ses extrémités, se réduit dans les fibres de l'adulte à un minimum à peine perceptible. Il n'y a pas, à la surface, de membrane à double contour, mais seulement une mince couche enveloppante d'où partent les petits traits d'union qui vont aux fibres voisines (pl. VIII, fig. 18 et 19).

La disposition topographique des fibres musculaires attire à première vue l'attention par sa régularité frappante, surtout dans l'organe le plus essentiellement musculaire : le pied.

Pour la décrire, il convient de mentionner d'abord les muscles rétracteurs. Ces muscles forment quatre bandelettes sur les côtés de la face dorsale de l'animal, commençant à la collerette inférieure où se trouve leur point d'attache à la coquille et régnant le long de la région à parois minces qui renferme les organes de la génération et le foie. Les deux bandelettes de chaque côté se réunissent en une seule à la hauteur du rein, et, dès ce point, leur sort commun sera de s'éparpiller progressivement pour former la musculature longitudinale du pied.

L'on trouvera dans la belle monographie de de Lacaze-Duthiers[1] une description exacte des bandelettes musculaires. Seulement je ne puis souscrire à l'interprétation du rôle de ces bandelettes, d'après laquelle l'une serait spécialement destinée au manteau, l'autre au pied. Le trajet de ces faisceaux musculaires est, on le conçoit, impossible à suivre par la simple anatomie au milieu d'autres faisceaux d'origines

[1] *Annales des sciences naturelles*, 4e série, t. VI, p. 357 et suiv., et pl. II, fig. 2 et 3.

distinctes. L'étude attentive des séries de coupes est nécessaire pour élucider la voie suivie par chaque système de faisceaux.

En suivant de coupe en coupe le sort de la bandelette musculaire dorso-latérale qui résulte de la fusion des deux bandelettes du même côté, on la voit régner constamment *en dedans* des muscles du manteau, et accompagner le fond du repli latéral de la poche palléale. Elle est située, pour commencer, au bord même de cette dernière, mais elle se porte bien vite en dedans, c'est-à-dire du côté du corps. Les muscles du manteau l'entourent par son côté extérieur, se rendant de la paroi dorsale, qui est simple, à la paroi ventrale, où ils se bifurquent. Une partie s'étend dans le manteau, l'autre accompagne la paroi de la cavité viscérale.

Au niveau du nouet intestinal, les deux bandelettes longitudinales commencent à se diviser par leur bord ventral et il s'en détache successivement un, puis deux, puis trois faisceaux, et ainsi de suite. Ces faisceaux obliquent vers le côté ventral, s'écartant de plus en plus à mesure que de nouveaux faisceaux se séparent. Au niveau de l'entrée du sac de la radule, ils sont déjà au nombre de cinq ou six de chaque côté et ils viennent déjà se rejoindre du côté ventral, comme les tiges montantes d'une corbeille.

Remontant encore un peu, l'on voit ce qui reste des bandelettes longitudinales se résoudre également en faisceaux, en sorte que ces bandelettes se sont intégralement transformées en des faisceaux longitudinaux également distribués sur tout le pourtour de la base du pied (pl. V, fig. 2, et pl. VI, fig. 5, *ml*).

En dehors de ces faisceaux se trouve la couche des fibres circulaires ou légèrement obliques de la paroi du corps et du manteau, couche qui se continue en devenant plus épaisse dans la paroi du pied (pl. V, fig. 2, et pl. VI, fig. 5, *mc*).

A la hauteur du sac de la radule commence un troisième système de faisceaux. Leur direction est radiaire, ou, pour parler plus exactement, ils cheminent comme des cordes sous-tendant chacune environ le quart ou le tiers de la circonférence du corps. Ils vont se

perdre de part et d'autre dans la couche de muscles circulaires, passant entre les faisceaux longitudinaux. D'abord clairsemés, ces faisceaux en diagonale deviennent de plus en plus nombreux vers la base et surtout à la partie moyenne du pied (pl. V, fig. 2, et pl. VI, fig. 5, *mtr*).

Les muscles diagonaux n'étant pas strictement radiaires, mais plutôt dirigés comme les cordes d'un cercle, il en résulte qu'ils laissent au centre du pied un grand espace libre, une vaste lacune pleine du liquide sanguin de l'animal et se prolongeant dans les interstices des muscles (fig. 2, *sp*). C'est dans ce sinus du pied que se trouvent les ganglions pédieux et quelques-uns des nerfs qui en partent.

Vers le milieu de la longueur du pied, au-dessous du point où il commence à se trifurquer, le système musculaire atteint son maximum de régularité et de perfection (pl. V, fig. 2). Les faisceaux longitudinaux sont au nombre de quatorze à seize de chaque côté, les faisceaux diagonaux au nombre de dix à douze. La couche des muscles circulaires (fig. 2, *mc*) est interrompue au milieu de son épaisseur par une mince couche de fibres longitudinales (fig. 2, *ml'*) qui m'a paru totalement indépendante des faisceaux provenant du muscle rétracteur.

De cette région jusqu'au sommet du pied, l'ensemble des muscles subit une modification graduelle qui consiste dans la division des faisceaux et leur mélange toujours plus intime. Déjà, à la hauteur des saillies latérales (pl. V, fig. 1), il est difficile de distinguer les systèmes auxquels appartiennent les petits faisceaux entremêlés et devenus plus ou moins obliques ; au delà de ces saillies latérales, c'est un fouillis inextricable de fibres cheminant en tous sens, sans espaces ni lacunes pour les séparer.

Les filaments tentaculiformes renferment des fibres longitudinales qui se continuent dans des faisceaux situés dans l'écusson sur lequel ces fils sont implantés (pl. V, fig. 2, *mf*). Ces faisceaux eux-mêmes m'ont semblé être des rameaux comparativement insignifiants du muscle rétracteur ; mais je n'ai pu acquérir une certitude complète

sur ce rapport de continuité. Une partie de l'écusson des fibres musculaires, en tout cas, se continue avec celles du manteau.

La paroi du corps et celle du tube palléal ne renferment qu'un petit nombre de fibres clairsemées dans la région postérieure, sauf le pavillon qui est muni d'une sorte de sphincter. A la hauteur du nouet intestinal, le corps est entouré d'une gaine musculaire assez forte et composée d'une couche de fibres circulaires en dehors et de faisceaux longitudinaux à l'intérieur. Cette tunique se relie aux diaphragmes musculaires qui ne sont autre chose que le trait d'union entre la paroi du pied et les muscles rétracteurs. L'un de ces diaphragmes passe au-dessus du bulbe buccal, étrangle par le milieu les ganglions cérébroïdes et se relie à la paroi dorsale du pied et à celle du corps ; l'autre passe au-dessous de la poche de la radule laissant en bas seulement l'estomac et le rectum, et relie la paroi ventrale du pied à la paroi dorsale du corps. Ce dernier a été vu par de Lacaze-Duthiers [1] qui le désigne sous le nom d'arcade. Ailleurs [2] le même auteur parle d'un diaphragme horizontal, mais sans indiquer que ce diaphragme et cette arcade ne sont en réalité qu'une seule et même cloison remontant sur les côtés et infléchie sur la ligne médiane en forme de poche.

Enfin le sac viscéral et la radule sont séparés de la lacune qui occupe tout l'intérieur du pied, par une cloison mince et incomplète, formée uniquement de faisceaux perpendiculaires aux parois du pied et se croisant en sens divers. C'est le commencement du système des faisceaux en diagonale qui débute ainsi tout à coup en formant une paroi. De cette cloison part dorsalement une lamelle musculaire horizontale qui sépare le sac de la radule du reste du nouet intestinal et subdivise la cavité viscérale en deux cavités superposées. La cloison verticale est continue au-dessus du point de départ de la cloison horizontale ; au-dessous de cette dernière elle est seulement constituée par des faisceaux isolés qui permettent au liquide nour-

[1] *Organisation du Dentale* (*loc. cit.*), t. VI, p. 358.

[2] *Ibid.*, p. 356.

ricier de passer librement du sinus pédieux dans le sinus viscéral et *vice versâ.* Cette cloison n'est verticale que par rapport au corps du Dentale dont l'axe lui est parallèle. Mais, comparée au pied, elle est oblique et presque horizontale, car le pied se détache de la face ventrale du corps et se recourbe ensuite vers le haut. Ces rapports expliquent comment une cloison verticale peut être constituée par les fibres musculaires diagonales du pied. Elle n'est du reste pas tout à fait parallèle à ces dernières qui n'y entrent que successivement et en formant, à leurs points d'entrée, un angle de quelques degrés avec leur direction normale.

La partie supérieure du manteau présente, à l'endroit où elle se détache entièrement du corps et du pied et assume la forme d'un tube, une couche assez forte de fibres longitudinales; mais ces fibres ne proviennent pas des muscles rétracteurs qui se rendent, comme nous l'avons dit, uniquement dans le pied. Elle disparaît au-dessous du bourrelet marginal dont elle est séparée par un espace (pl. VI, fig. 6 *e*) presque totalement dépourvu de muscles. Le bourrelet lui-même est de nouveau muni d'une couche assez épaisse de fibres longitudinales qui occupent sa face interne (pl. VI, fig. 6 *fl*). En dehors se trouve un muscle circulaire beaucoup plus puissant encore (pl. VI, fig. 6 *fc*) dans lequel s'enfoncent les plus longues des glandes du bourrelet marginal. Il est singulier que ces muscles qui comptent parmi les plus forts que possède le Dentale, soient complétement indépendants des autres et séparés de ceux-ci par une solution totale de continuité.

LE SYSTÈME SANGUIN.

Le liquide nourricier du Dentale est incolore et renferme des cellules flottantes nucléées qui rappellent un peu les globules blancs du sang des vertébrés. Dans une préparation microscopique, ces cellules présentent des mouvements amiboïdes exagérés que je considère comme un phénomène d'agonie. Il est probable qu'à l'état physiologique, ces mouvements sont moins rapides et moins désordonnés.

Dans sa belle monographie, de Lacaze-Duthiers déclare que « le cœur n'existe pas [1] ». C'est une assertion qui est juste ou ne l'est pas, suivant le point de vue auquel on se place ; en tout cas, elle me semble trop absolue. Physiologiquement on peut soutenir que le Dentale n'a pas d'organe comparable à celui qui donne l'impulsion aux liquides nourriciers chez les mollusques supérieurs, et encore faudrait-il tenir compte du fait que je vais établir, à savoir que le sinus périanal est muni de muscles. Morphologiquement la thèse serait insoutenable, car il ne saurait être douteux pour personne que le sinus périanal est bien l'homologue du cœur que les mollusques portent, comme l'on sait, toujours dans le voisinage immédiat de l'anus.

Le sinus périanal présente sur les coupes transversales ou sagittales une paroi mince qu'on ne peut analyser sans de forts grossissements. Elle se montre alors composée d'un endothélium à cellules plates et étalées en forme de dallage. En dehors de cette couche se voient des fibres musculaires rubanées généralement parallèles et laissant entre elles des espaces libres qui ont environ quatre fois la largeur d'une fibre. La plupart des fibres sont longitudinales, mais on en voit par places, surtout autour de l'anus, qui croisent le système longitudinal sous divers angles. La même structure s'observe à la partie supérieure du sinus abdominal, mais ici les muscles ne tardent pas à se perdre.

Le reste des sinus ne semble posséder ni muscles ni couche endothéliale propre ; ce sont donc de véritables sinus. Il n'en est pas de même du sinus périanal qui, s'il ne mérite pas positivement le nom de cœur, le terme pourrait sembler trop prétentieux, doit tout au moins être considéré comme un vaisseau doué d'une contractilité qui lui appartient en propre. Il diffère, sous ce rapport, des sinus pédieux et viscéral qui ne se resserrent que par la contraction de l'organe où ils sont enfermés.

[1] *Loc. cit.* (*Annales des sciences naturelles*, t. VII, p. 5).

Chez un dentale très transparent que j'ai pêché dans les bouches de Bonifacio et que je décrirai ailleurs, on voit directement, sous le microscope, les contractions du vaisseau périanal.

Entre le vaisseau périanal et le cœur des Lamellibranches, les ressemblances de situation et même, jusqu'à un certain point, de structure sont si évidentes, qu'on ne saurait douter de leur homologie. Mais ici surgit une nouvelle question, car la simplicité, beaucoup plus grande à l'organe du Dentale, pourrait s'expliquer de trois façons : 1° comme un état primitif, vis-à-vis duquel le cœur des Lamellibranches serait un organe perfectionné ; 2° comme un organe dérivé, comme celui des Lamellibranches, d'un point de départ commun dont tous deux se seraient écartés en sens divers ; 3° comme un organe dégénéré.

Il est actuellement de mode de trancher doctoralement ces questions si ardues, qu'on ne parviendra peut-être jamais à les résoudre complètement ; beaucoup de jeunes gens ne se croient bons transformistes qu'à ce prix. En réalité, ils ne feraient que discréditer la théorie de Darwin, si cette théorie n'était pas placée fort au-dessus de l'atteinte de ces défenseurs maladroits.

A tenir compte de l'ensemble des faits anatomiques et embryogéniques, c'est la première ou la seconde de nos trois alternatives qui nous semble la plus plausible, tandis que la troisième paraît peu probable. Mais je n'exprime qu'un sentiment et non une opinion arrêtée.

J'ai revu les fentes en boutonnière qui mettent le vaisseau périanal en communication avec la cavité palléale. On les retrouve sans peine, sur les coupes, et l'exactitude de la description de de Lacaze-Duthiers, confirmée par une méthode toute différente des siennes, se trouve parfaitement établie.

LE REIN.

Je n'ai que peu de chose à ajouter à la description très juste que de Lacaze-Duthiers a donnée de cet organe[1] sous le nom d'*organe de Bojanus*, qui en indique les homologies avec le rein des Lamellibranches.

J'ai revu les orifices excréteurs, situés sur les côtés de l'anus. J'ai trouvé avec constance, entre les deux moitiés de la glande, une communication qui a échappé à mes prédécesseurs. Il ne s'agit point ici d'un canal, mais bien d'un sac glandulaire situé en arrière de l'anus et commun aux deux moitiés latérales de l'organe. Son existence, indiquée dans ma première note sur le Dentale, a été du reste confirmée depuis par Plate.

L'épithélium glandulaire du rein se distingue, à première vue, de celui du foie, par la forme plus large et moins allongée des cellules qui le composent. Elles sont disposées en couche unique, comme pour toutes les glandes du Dentale, et leur peu de longueur empêche cet épithélium d'atteindre la même épaisseur que les autres (pl. V, fig. 3). Chaque cellule comprend une partie basale qui se charge d'une quantité très sensible de carmin et d'une partie apicale non colorable. C'est au milieu de la partie basale que se trouve placé le noyau.

La texture du sarcode est en somme réticulée ou plutôt spongieuse, à partie périnucléaire, basale, colorable, a des mailles fines et régulières; la partie apicale a une texture beaucoup plus complexe et très variable. On y voit une substance spumeuse, incolore, dont les cavités sont de grandeurs très diverses et dont les parois renferment parfois des corpuscules foncés. On y rencontre, presque dans chaque cellule, une, deux ou trois boules d'une substance très granuleuse, nettement jaunâtre et d'autres boules plus rares, incolores ou légèrement teintées de carmin et formées d'une masse

[1] *Loc. cit.*, t. VII, p. 188.

finement pointillée. Ce sont, sans doute, les agglomérations granuleuses qui donnent à l'organe entier une coloration jaune déjà remarquée par de Lacaze-Duthiers.

La partie apicale des cellules paraît être très fragile, car on ne la trouve intacte que sur des coupes bien réussies et encore faut-il choisir les bons endroits de la coupe. Cette fragilité a déjà frappé de Lacaze-Duthiers, car il s'exprime ainsi (p. 191) :

« Pour voir les éléments (cellulaires du rein) en place, il faut se hâter beaucoup (dans la dissection); parce que l'animal, en se contractant, chasse au dehors les parties parenchymateuses. J'ai rencontré des Dentales qui n'avaient plus trace de matière glandulaire ; le sac de Bojanus méritait bien alors son nom. Il était complètement vide. »

Parfaitement exacte au point de vue macroscopique, cette description pourrait faire naître des notions histologiques fort erronées. Ce ne sont, en effet, pas les cellules glandulaires dans leur entier qui sont expulsées avec une si grande facilité, mais seulement leur partie apicale, trouble et jaunâtre. La partie basale des cellules reste en place, mais elle échappe facilement au regard, à l'état vivant, car elle est alors incolore et transparente. Les réactions histologiques sont nécessaires pour en déceler la présence. C'est une modification du phénomène de l'excrétion, lequel se fait brusquement et d'une manière plus complète, car l'excrétion comporte normalement l'expulsion de la partie apicale de la cellule et non pas seulement, comme le veut Plate, une évacuation de son contenu par un petit trou.

Pas plus que de Lacaze-Duthiers, ni que Plate, je n'ai pu découvrir de cils vibratiles dans la glande rénale. Il me semble donc permis de nier leur existence, malgré l'analogie avec l'organe des Lamellibranches.

Les noyaux renferment un ou deux nucléoles et un réseau de chromatine dont la majeure partie est appliquée contre l'enveloppe nucléolaire. Le nucléole est suspendu dans le voisinage du centre

du noyau ; s'il y en a deux, ils sont placés à quelque distance l'un de l'autre, des deux côtés du centre.

Je n'ai pas la prétention de faire une histologie complète de cette glande. Il faudrait pour cela entreprendre une longue étude des états successifs d'une cellule à l'état vivant, et la position même de l'organe rendrait le succès de ces observations très problématique. Je dois me borner à un simple aperçu qui nous permet cependant déjà quelques conclusions.

D'abord il est clair que la sécrétion de ces cellules n'affecte pas la forme de concrétions, comme chez certains gastéropodes, mais qu'elle est liquide ou pâteuse. Malheureusement, nous n'avons aucune donnée sur la nature chimique de cette sécrétion jaune, et nous savons seulement, qu'il s'agit probablement d'une excrétion. Ensuite la rareté des cellules hors rang et la présence, dans chaque cellule, d'une région chargée de produits de sécrétion montrent que nous avons affaire à une glande *mérocrine*, pour employer la terminologie de Ranvier. Enfin la sécrétion a lieu non pas par évacuation du contenu des cellules, mais par la chute de la moitié libre, quand elle est suffisamment chargée de produits excrémentiels, et cette chute a lieu prématurément et brusquement toutes les fois qu'on maltraite la glande.

LES PRODUITS GÉNITAUX.

Les organes de la génération, chez le Dentale, sont de la plus grande simplicité. C'est une poche longitudinale présentant sur les bords latéraux de nombreuses digitations qui en augmentent la surface, un sac à parois minces, mais originairement clos de toutes parts et sans canal, ni orifice d'évacuation. Je reviendrai à la fin du présent chapitre sur cette absence du canal excréteur, avant l'époque d'entière maturité sexuelle, et je discuterai alors les diverses opinions émises à ce sujet.

Les sexes sont, comme l'on sait, distincts et la glande ne présente

jamais trace d'hermaphrodisme. Pour faire l'histoire de l'origine et de la différenciation des cellules qui deviennent les produits sexuels, il faudrait examiner des exemplaires à tous les âges; je n'ai pas pu faire cette recherche, faute du matériel nécessaire. Chez les adultes, les organes sexuels se sont toujours montrés plus ou moins pleins de produits, même au milieu de l'hiver. J'ai pu constater ce fait grâce à deux envois de Dentales vivants que M. de Lacaze-Duthiers a eu l'obligeance de me faire adresser de Roscoff; je l'ai constaté ensuite sur le *Dentalium tarentinum* des environs de Nice.

Or, la glande de l'adulte renferme des éléments cellulaires à tous les états de différenciation, depuis la cellule épithéliale jusqu'au zoosperme ou à l'ovule. Mais la transition se fait toujours de la manière la plus simple et la plus naturelle, sans aucune de ces complications romanesques qu'il est de mode de trouver et de rendre incompréhensibles à l'aide d'une nomenclature qui varie à la fantaisie de chaque auteur.

Mes assertions ne se rapportent, je le répète, qu'aux organes sexuels de l'adulte ; je n'affirme rien sur leur développement ontogénique que je n'ai pas suivi.

Chez le mâle, on ne voit dans le testicule que des éléments sexuels; chaque amas est composé d'éléments arrivés au même point de différenciation et presque identiques entre eux. Il ne semble pas y avoir de règle, quant à la disposition relative des amas qui représentent les divers degrés du développement. Les paquets d'éléments arrivés au terme de la différenciation, peuvent coudoyer ceux qui sont à son début, et l'on remarque seulement que les premiers sont toujours attenants à la paroi externe de l'organe, tandis que les derniers affectent plus souvent, mais pas toujours, une position interne. Toutefois la partie axiale de la glande et de ses cæcums est toujours occupée par les produits les plus mûrs, jusqu'au moment où l'évacuation de ces derniers laisse un vide qui a été pris pour un canal excréteur.

Au milieu de l'été, les paquets de zoospermes plus ou moins for-

més, prédominent à tel point, qu'on aurait de la peine à en suivre la formation; mais, au commencement de l'hiver, il suffit d'examiner quelques coupes du testicule pour passer en revue tous les états successifs de l'élément histologique.

Tout contre la paroi se voient des cellules à noyau assez gros et relativement pâle. Puis on trouve des amas de cellules rondes, à noyau un peu plus petit et déjà très fortement colorable. D'autres amas présentent des éléments de plus en plus petits dont le noyau diminue moins que l'ensemble de la cellule. Plus les cellules sont petites et plus le noyau y prédomine, plus il renferme de chromatine. Cette dernière substance finit par se présenter à l'état compact et c'est à ce moment que le noyau prend la forme d'un petit bâtonnet, à savoir la tête du zoosperme. En même temps, le protoplasme cellulaire s'allonge et laisse voir le filament caudal en voie de formation. On peut passer en revue plusieurs testicules réduits en tranches minces sans rencontrer un nombre notable de divisions de cellules; puis on tombera inopinément sur un organe mâle qui les présente, au contraire, à foison, par centaines ou par milliers. Dans ce cas, les cellules d'un même amas se trouvent toutes à peu près à une même phase du phénomène de division. Je n'entre pas ici dans les détails d'un processus maintenant bien connu dans ses traits généraux, car ces données n'ont d'intérêt que si on les rapproche de faits analogues observés dans les autres organes du même animal et chez des animaux voisins.

Le corps du zoosperme arrivé à parfaite maturité a la forme d'un bâtonnet gros et court (pl. VIII, fig. 23) coupé net des deux bouts et un peu plus large à une extrémité qu'à l'autre. L'extrémité libre a donc un diamètre plus court que l'autre extrémité, celle au milieu de laquelle s'implante la queue [1].

Le bâtonnet lui-même comprend trois parties, une partie moyenne beaucoup plus volumineuse qui se colore fortement par le carmin

[1] Voir DE LACAZE-DUTHIERS, *loc. cit.*, t. VII, p. 183.

ou le vert de méthyle acétique et deux parties terminales qui ne prennent pas la couleur du tout et semblent ne contenir que du liquide. Après l'action des réactifs acides, ces parties terminales prennent l'aspect de simples vésicules (pl. VIII, fig. 23 en bas), mais chez le vivant (fig. 23 en haut), on voit, sous un grossissement suffisant, que ces vésicules sont traversées par un trabécule sarcodique, en sorte que l'espace creux a en réalité la forme d'un toron ou bourrelet circulaire (fig. 23, *a*). L'axe qui traverse la vésicule postérieure est en continuité avec la queue ou cil vibratile du zoosperme.

La partie moyenne est fortement réfringente et se compose de substance chromatique à l'état compact. L'axe qui traverse les vésicules et le cil vibratile ainsi que la couche enveloppante du zoosperme sont formés au contraire de substances protéiques qui ne retiennent pas les colorants nucléaires.

Chez la femelle, l'ovaire renferme, jusqu'au milieu de l'été, des ovules très jeunes et, en hiver, quelques ovules arrivés à maturité. On peut donc étudier le développement de ces éléments en toute saison, mais les plus jeunes stades demandent à être étudiés plutôt en hiver.

Les plus jeunes éléments se trouvent appliqués intérieurement contre la paroi de l'ovaire et ne diffèrent d'une cellule épithéliale ordinaire que par la grosseur relative du noyau et l'abondance de la chromatine. Le nucléole est généralement absent ; s'il y en a un, il ne présente pas encore de séparation en deux parties.

De là, on passe à des éléments incontestablement sexuels, à des ovules caractérisés encore par la grosseur du noyau, la transparence et le peu d'épaisseur du sarcode. Le nucléole est toujours présent et comprend déjà deux parties dont la texture ne diffère pas encore très sensiblement ; cependant il y a dès maintenant une différence notable, quant au pouvoir de coloration. La chromatine présente le plus souvent une série d'agglomérations situées à peu de distance de l'enveloppe nucléaire. Le sarcode cellulaire lui-même prend à ce

stade la couleur avec assez d'intensité et la retient mieux que chez les ovules plus jeunes ou plus avancés.

Le stade suivant (pl. VIII, fig. 20) se caractérise surtout par l'apparition de dépôts lécithiques dans le sarcode cellulaire. Ces dépôts apparaissent toujours à la surface externe de l'enveloppe nucléaire et y forment une couche continue dont l'épaisseur augmente ensuite graduellement (*l*). En même temps, les agglomérations périphériques de chromatine, visibles dans des noyaux un peu plus jeunes, se dispersent, et le nucléole prend la disposition caractéristique sur laquelle nous allons bientôt revenir.

Ces faits ne suffisent certainement pas à édifier une théorie ; mais on ne manquera pas de remarquer combien ils concordent avec les idées si bien conçues et défendues par Will relativement au rôle du noyau dans l'élaboration du lécithe et à la formation de ces dépôts au point de contact du sarcode ovulaire avec l'enveloppe nucléaire.

A partir de ce moment, le volume du lécithe augmente rapidement (pl. VIII, fig. 21, *l*) et sa texture, un peu confuse au début, prend de plus en plus la forme d'une agglomération de globules pressés les uns contre les autres (pl. VIII, fig. 22, *l*). Les colorants nucléaires ne s'y fixent plus du tout et le sarcode ne forme plus qu'une couche mince enveloppant extérieurement cette masse et entouré à son tour par la membrane vitelline [1]. Cette dernière fait son apparition à l'époque où le nucléole et la membrane nucléaire disparaissent. En dehors de la membrane vitelline il y a encore une couche hyaline (pl. VIII, fig. 22, *m*) ; c'est sans aucun doute cette enveloppe de mucosités fort bien décrite par de Lacaze-Duthiers pour l'œuf pondu, celle où les zoospermes viennent s'implanter. Mais ils se heurtent aussitôt à la

[1] Je n'emploie pas le mot de *coque*, adopté pour cette membrane par de Lacaze-Duthiers, parce qu'il me semble plus juste, ainsi que je l'ai proposé ailleurs (*Recherches sur la fécondation*, p. 97 et 237), de le restreindre aux enveloppes sécrétées par des éléments extérieurs à l'œuf. Or, dans le cas actuel, il n'est guère possible de douter que cette membrane ne soit le produit de la sécrétion de l'ovule lui-même.

membrane vitelline qui barre la route à tous ceux qui ne se trouvent pas vis-à-vis du micropyle.

Le noyau de l'ovule ou vésicule vitelline subit pendant la maturation une série de changements plus importants encore. Le nucléole présente d'abord deux parties distinctes (pl. VIII, fig. 20, *n*), dont l'une, plus volumineuse et moins foncée, entoure l'autre un peu comme un bonnet posé sur la tête. La partie foncée est sphérique ; elle retient l'hématoxyline ou le carmin alunique avec une nuance rougeâtre ou vineuse. Sa texture est compacte. L'autre partie est formée de corpuscules plus clairs et d'un réseau plus foncé ; elle prend les colorants que nous venons de nommer avec une teinte violacée tirant sur le bleu. Ce double nucléole a frappé de Lacaze-Duthiers [1]. Il rappelle les dispositions analogues, qu'on a rencontrées chez divers Lamellibranches.

Lorsque l'ovule approche de l'époque où la vésicule germinative va se dissoudre (pl. VIII, fig. 21), les deux nucléoles, au lieu de s'emboîter, sont simplement accolés et le nucléole clair s'est accru beaucoup plus que l'autre. Le réseau irrégulier qui s'étend dans le reste du noyau est peu chromatique, mais parsemé de corpuscules un peu plus foncés que les trabécules.

Dans l'ovule arrivé à parfaite maturité (pl. VIII, fig. 22), la membrane de la vésicule germinative a disparu ainsi que les nucléoles et à la place se trouve une grande tache claire (*t*) qui garde un peu, mais faiblement, les colorants nucléaires. Cette tache ne présente, comme texture, qu'une sorte de réticulum grumeleux et confus. C'est dans cet état que l'œuf est expulsé pour rencontrer au dehors les zoospermes qui doivent le féconder.

Les belles observations de de Lacaze-Duthiers sur la fécondation de l'œuf du Dentale, interprétées à la lumière de découvertes plus récentes, nous apprennent que les globules polaires sont expulsés peu après le moment de la pénétration du zoosperme, et cela, du

[1] *Organisation du Dentale* (*loc. cit.*), t. VII, p. 181.

côté opposé au micropyle. On en peut conclure qu'entre le moment où le nucléole disparaît et celui de l'expulsion des globules, il doit y avoir quelque part un amphiaster à l'état dormant, et c'est bien effectivement ce qui a lieu. Seulement cet amphiaster est petit et il faut bien le chercher. Sur les coupes en série, si le durcissement et la coloration ne laissent rien à désirer, on trouvera deux petites couronnes de filaments chromatiques vers le bord de la tache intérieure. Mais, pour les voir, il ne faut pas chercher au hasard ; il faut suivre attentivement un même ovule à travers de nombreuses coupes. On finit toujours par trouver l'amphiaster. On peut encore dilacérer un ovaire vivant, traiter par l'acide acétique et comprimer de manière à expulser le lécithe. Dans ce cas, ce sont les filaments achromatiques et les asters qui se voient le mieux.

Les glandes génitales possèdent-elles un canal efférent ? Ce point a fait l'objet d'une discussion qui n'a pas été inutile, puisqu'elle a aplani des divergences d'opinion et les a réduites à une simple querelle de mots.

Nous allons citer les passages ; ce sera plus long, mais l'on sentira mieux les concessions réciproques qui ont amené une entente sur le fond, sinon sur les termes.

En 1857, de Lacaze-Duthiers écrivait [1] :

« Le canal excréteur (de la glande génitale) s'étend depuis l'extrémité postérieure du corps près du pavillon jusqu'au voisinage de l'anus, et devient de plus en plus volumineux..... Il est très large, et forme presque à lui seul la paroi dorsale du sinus abdominal..... Les parois sont minces et extensibles..... Où s'ouvre le canal excréteur ? Puisqu'il est unique, il est évident qu'il n'y a qu'un seu orifice à chercher. Cet orifice est difficile à trouver..... il est caché dans le sac de Bojanus.

« Pour bien juger de la direction du conduit excréteur, il faut le remplir de matière à injection colorée, comme pour l'étude des

[1] *Organisation du Dentale* (*loc. cit.*), t. VII, p. 175 et suiv.

vaisseaux sanguins. On voit alors qu'après avoir été rectiligne dans presque toute son étendue, il se porte à droite en se courbant..... Après avoir suivi cette marche, le canal, quel que soit le sexe de la glande, s'ouvre dans le sac droit de Bojanus, et rejette avec lui ses produits par le même orifice. »

Macroscopiquement et pendant la saison de la reproduction, cette description est parfaitement exacte sauf, peut-être une expression qui pourrait être mal comprise.

Histologiquement on ne peut pas dire qu'il y ait un canal excréteur régnant le long de la glande et arrivant jusqu'à l'organe de Bojanus, car cet énoncé ferait supposer l'existence d'un tube à parois propres, muni d'un épithélium et s'ouvrant en permanence dans la glande rénale.

Dans ma première note sur l'anatomie microscopique du Dentale[1], je m'exprimais comme suit :

« M. de Lacaze-Duthiers a cru voir un canal efférent pour les produits génitaux, qui déboucheraient à droite de l'anus, par le même orifice que la glande rénale. Je n'ai pu retrouver ce canal... les glandes sexuelles m'ont paru closes sur elles-mêmes et ne pouvoir s'ouvrir que par déhiscence, soit dans la cavité palléale, soit dans la glande rénale, soit plus probablement dans la glande anale. »

C'était aller trop loin dans l'autre sens et, en particulier, M. de Lacaze-Duthiers a eu raison de réfuter l'hypothèse d'une connexion avec la glande anale. Il l'a fait en termes dont je lui exprime ma vive reconnaissance[2]. C'est bien en effet, comme le dit ce savant illustre, par cette déglutition, déjà signalée dans l'*Organisation du Dentale*, qu'il faut expliquer la présence des zoospermes dans cette glande.

L'évacuation des produits génitaux se fait par la glande rénale de droite, mais le terme de déhiscence n'est pas suffisant, car il y a là une soudure véritable qui s'établit à la maturité sexuelle.

[1] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. 100, p. 1352.

[2] *Id.*, t. 101, p. 296.

Enfin Plate [1] s'exprime comme suit (je traduis aussi littéralement que possible) :

« En ce qui concerne les organes génitaux, je dois donner raison à Fol quand il conteste la présence d'un canal excréteur spécial. Ce dernier est véritablement absent et l'organe de génération constitue un sac fermé de toutes parts, qui, à l'état de jeunesse, est séparé par un intervalle des reins. A l'approche de la maturité des produits sexuels, il s'étend toujours plus en avant pour évacuer finalement ses produits par une déchirure de sa paroi dans le rein droit. C'est pourquoi ces produits sortent, comme de Lacaze-Duthiers l'a indiqué avec justesse, par l'orifice rénal de droite. Pourtant il arrive aussi — tout au moins dans l'auge à dissections — que ces produits sortent par l'orifice rénal de gauche, ce qui n'a rien d'étonnant, vu la communication qui existe entre les deux sacs rénaux. »

L'on voit que les opinions convergent et que l'entente n'est pas loin de se faire, sauf le terme de déhiscence ou de déchirure que j'ai rétracté en ce qui me concerne.

J'ai souvent essayé de pousser une injection dans la glande génitale pour en trouver l'orifice. J'ai opéré sur le *Dentalium tarentinum*, l'espèce la plus abondante dans les environs de Nice.

Sur des exemplaires qui n'ont pas atteint la maturité sexuelle, la masse à injection ne trouve jamais d'issue. En augmentant la pression, on fait simplement éclater l'organe en un point quelconque. Mais même de gros exemplaires pris au début de l'hiver ne semblent pas être munis d'un canal excréteur ouvert. Pour voir la masse à injection arriver dans le rein gauche, il faut s'adresser à des exemplaires en pleine reproduction.

L'injection n'est du reste pas nécessaire, car les coupes, pourvu qu'on en suive attentivement la série, nous apprennent tout ce qu'il importe de savoir.

Avant la maturité, les glandes sexuelle et rénale sont closes et sé-

[1] *Bemerkungen zur Organisation der Dentalien* (*Zool. Anzeiger*, 11e année, no 288, p. 509, 17 septembre 1888).

parées l'une de l'autre par un espace assez grand, comme Plate l'a fort bien dit.

A l'époque de la pleine reproduction, il y a communication ouverte entre le lobe qui forme le haut de la série des lobes latéraux de la glande génitale du côté droit et la cavité centrale de la glande rénale de droite, non loin de l'orifice excréteur de cette dernière ; car le cæcum de la glande génitale s'introduit entre les poches de la glande rénale avant d'atteindre la partie centrale de cette dernière.

S'il s'agissait de simples déchirures, comme Plate et moi l'avons cru, les produits génitaux ne passeraient d'un organe dans l'autre qu'après avoir traversé des sinus sanguins. De Lacaze-Duthiers a fait observer avec raison que tel n'est pas le cas.

Il faut donc qu'il y ait une soudure entre les parois de l'une et de l'autre glande et une perforation au point de contact. Cette interprétation est confirmée par ce que les coupes nous font voir, car il n'y a pas de canal proprement dit ; les parois du sac génital, avec leur structure particulière, passent sans transition à l'épithélium glandulaire présentant tous ses caractères propres.

Quant au canal excréteur que de Lacaze-Duthiers a vu régner sur presque toute la longueur de la glande, son existence est indubitable..., mais ce n'est pas ce qu'en histologie on pourrait appeler un canal excréteur. Il s'agit simplement d'une excavation de la partie axiale de la glande et de ses lobes, excavation creusée dans les produits génitaux et totalement dépourvue d'une membrane quelconque épithéliale ou cuticulaire.

L'on peut suivre ce canal de section en section. Il est entouré par les produits sexuels arrivés à parfaite maturité. Sa section circulaire ou ovale entre les points de naissance des lobes devient étoilée à la hauteur des lobes et s'étend dans l'axe de ces derniers.

Ceci n'est vrai que pour la glande qui a commencé à évacuer ses produits. Avant la maturité, il n'y a point de canal du tout, et la partie axiale qui se creusera plus tard est occupée par les produits sexuels arrivés à l'état le plus voisin de la maturité.

L'excavation règne le long du côté ventral de la glande et n'est séparée du sinus ventral et du tube palléal que par une couche assez mince d'éléments sexuels. De Lacaze-Duthiers a déjà indiqué cette position ; mais sa description demandait à être précisée plutôt que rectifiée au point de vue histologique.

En somme, l'on peut dire que tout le monde est d'accord au sujet de la glande génitale, moyennant certaines restrictions et en précisant mieux les termes.

LES FILAMENTS TENTACULIFORMES.

C'est à dessein que je modifie le terme de filaments tentaculaires qui impliquerait une homologie de ces organes avec les tentacules d'autres animaux. Ce serait trancher d'avance la question encore discutable des homologies qui peuvent exister entre ces parties et tel ou tel organe des autres mollusques.

Mais étudions d'abord leur structure microscopique. L'on a écrit si peu de chose sur ce sujet que je puis tout citer *in-extenso.*

Voici d'abord la description que nous donne de Lacaze-Duthiers[1].

« Ils (les filaments) sont striés longitudinalement et transversalement... Leur surface est couverte de cils vibratiles, beaucoup plus évidents vers l'extrémité que dans le milieu de la longueur. Leur extrémité libre est renflée en massue et un peu aplatie ; éminemment variable dans ses formes... elle présente toujours une dépression semblable à une ventouse ; un canal existe dans l'intérieur du tentacule, mais je n'ai pas pu le suivre bien au delà de l'étranglement placé en arrière de l'extrémité claviforme. La ventouse ainsi que l'orifice de ce canal sont tapissés de cils plus gros que dans le reste de l'étendue des tentacules... Au milieu des granulations du tissu de cette extrémité, on trouve un certain nombre de corpuscules plus gros... soumis à un grossissement un peu fort, les tentacules présentent, dans toute leur étendue, une même composition ; leurs

[1] *Organisation du Dentale* (*loc. cit.*), t. VI, p. 379.

parois sont épaisses et à bords parallèles. Le centre du cylindre est occupé soit par une cavité, soit par un fluide que rien ne décèle. Mais on trouve, de loin en loin, de gros corpuscules avec noyaux et nucléoles .. Y a-t-il, dans toute l'étendue de ce tentacule, un tube ouvert dans la ventouse? C'est ce que je ne saurais décider ; s'il existait, les corpuscules, dont il vient d'être question, seraient les cellules productrices des mucosités que l'on trouve toujours au milieu des filaments... »

Dans ma note préliminaire [1] je disais :

« Les tentacules buccaux comprennent un épiderme, un épithélium interne et, entre deux, une rangée de fibres musculaires longitudinales. Le canal interne est en communication avec les sinus sanguins, mais ne débouche nulle part à l'extérieur. »

Enfin Plate [2] entre dans beaucoup de détails dont nous aurons à discuter l'exactitude. Je traduis aussi fidèlement que possible :

« Parmi les organes de sens chez le Dentale, les soi-disant tentacules méritent un intérêt spécial. De Lacaze-Duthiers a déjà indiqué avec une entière exactitude qu'ils sont innervés par les ganglions cérébraux. Il a échappé à ce naturaliste, ainsi qu'à Fol, que les tentacules ne sont pas tous pareils, mais qu'on en peut distinguer nettement deux espèces de chaque côté du corps... Ces deux espèces peuvent être distinguées en « véritables » et en « rudimentaires », comme suit. Les premiers sont implantés seulement sur la face externe de l'écusson, les derniers seulement sur la face interne. Les tentacules véritables sont très longs, creux et contractiles ; ils possèdent, sous l'épithélium, une couche de muscles qui parcourent le tentacule dans toute sa longueur. Leur intérieur est parcouru en outre par un nerf qui se renfle dans l'extrémité élargie en massue de chaque tentacule, pour former un ganglion. Cette massue et la face ventrale de chaque tentacule sont en outre garnies de cils. De

[1] *Sur l'anatomie microscopique du Dentale* (*Comptes rendus de l'Acad. des sciences*, t. C, p, 1352, 25 mai 1885).

[2] *Bemerkungen*, etc. (*loc. cit.*), p. 511.

toutes ces structures, les tentacules rudimentaires n'en présentent aucune, bien qu'ils ne soient pas inférieurs en nombre à ceux qu'on vient de décrire, mais garnissent au contraire toute la face interne du bouclier à l'exception de peu d'endroits. Ils sont très courts, renflés également en massue à leur extrémité libre, pas creux à l'intérieur — mais à l'exception de la massue terminale — remplis par une colonne de cellules étroites, superposées comme les pièces d'une pile d'écus. Les nerfs, les muscles et les cils leur manquent.

« Au bord dorsal et ventral de l'écusson, là donc où les faces externe et interne se rejoignent, l'on rencontre aussi certaines formes de transition entre les deux sortes de tentacules, sur lesquelles je n'insiste pas ici. En revanche, il faut relever que dans la massue terminale des tentacules véritables se trouvent des organes des sens, d'un genre particulier. Derrière le ganglion déjà mentionné, à la base de la massue, sont situées encore environ vingt grosses cellules à granulation serrée, de nature nerveuse. Elles s'allongent en avant, en un filament qui se renfle en massue allongée immédiatement avant la fossette allongée du côté ventral du filament. L'extrémité épaisse du prolongement traverse la cuticule et porte ainsi une épaisse garniture de petites baguettes sensorielles. Nous avons ici, devant nous, un organe du toucher, comme on n'en a pas, à ma connaissance, décrit de forme semblable chez les Mollusques. »

Cette description est, on le voit, très explicite et nous facilitera la tâche de démêler les observations justes et les erreurs qu'elle renferme. D'abord, il n'y a pas deux sortes de tentacules; il n'y en a qu'une.

Ils sont plus ou moins avancés dans leur développement, plus ou moins formés, voilà tout.

Et, comme les jeunes tentacules bourgeonnent constamment au bord médian de la face antérieure ou ventrale du bouclier (pl. V, fig, 2, *ft'*) pour reculer ensuite vers le bord latéral à mesure qu'ils prennent forme, il en résulte une sorte de localisation par âges successifs, qui a induit Plate en erreur.

Il est faux du reste que la face ventrale du bouclier ne porte que

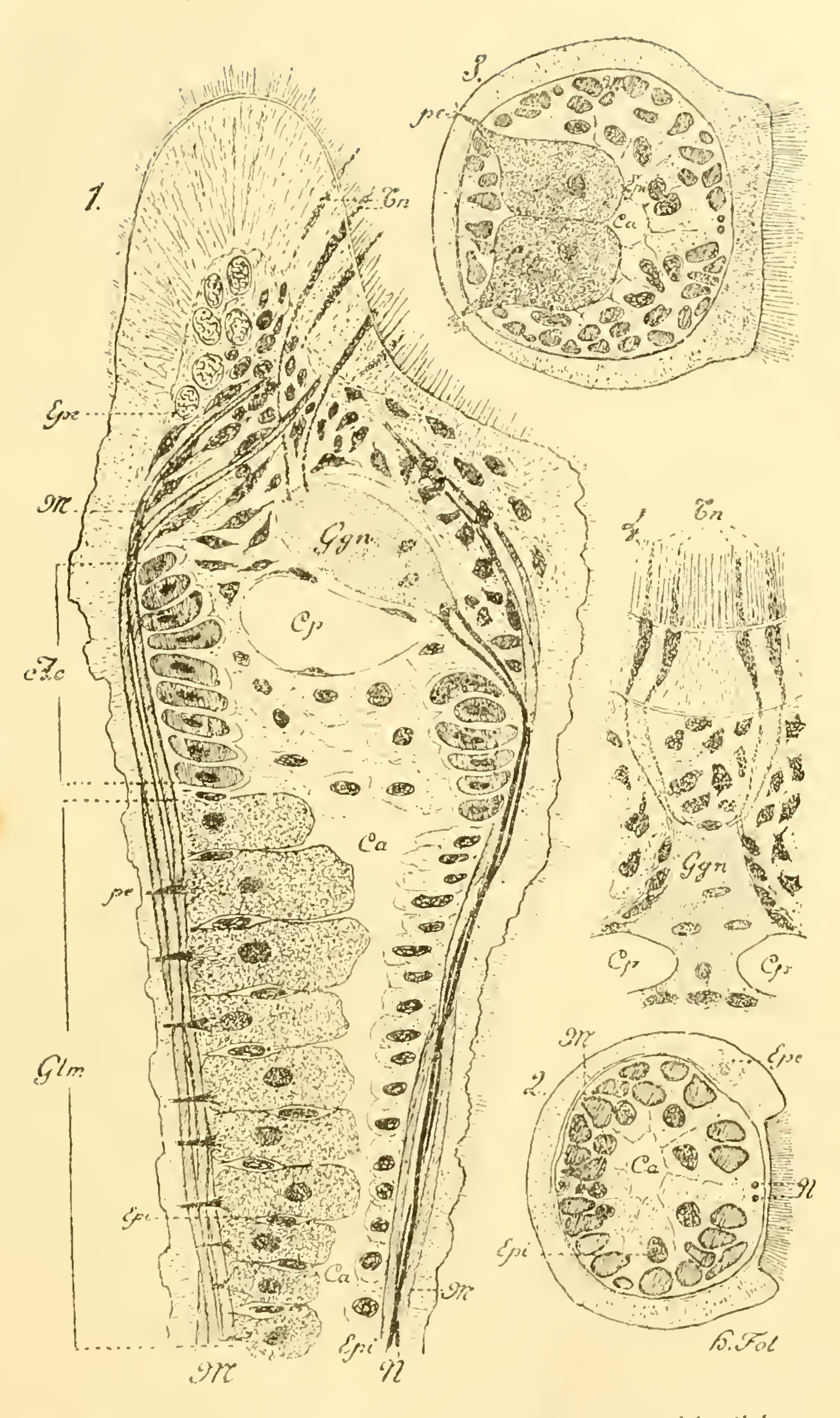
des tentacules jeunes, la face dorsale que des tentacules formés. Il peut en avoir été ainsi sur l'exemplaire mis en coupes par Plate et l'on voit de suite le danger d'écrire avant d'avoir fait des comparaisons. Cet exemplaire était-il jeune? ou était-il en train de se refaire ses tentacules après les avoir rejetés, comme il arrive aux exemplaires malades ? Peu importe, car il suffit d'examiner quelques exemplaires bien fixés au moment où l'on rentre de la pêche pour voir le véritable état des choses.

Un individu adulte et qui n'a pas souffert en captivité, présente seulement quelques bourgeons en voie de développement au rebord interne et médian de l'écusson, et cela surtout à l'extrémité postérieure dudit rebord ; tout le reste de la face ventrale et dorsale est garni de tentacules entièrement formés (pl. V, fig. 2, *tt*).

Les bourgeons les plus jeunes sont très courts et composés d'un blastème uniforme de cellules embryonnaires. Ils s'allongent, et les cellules de la surface s'arrangent en une couche épidermique distincte du reste de la masse. Puis cet épiderme s'entoure d'une cuticule continue, sauf sur une face où elle est perforée par les cils vibratiles qui sont disposés en une bande longitudinale.

Les cellules épidermiques s'allongent dans un sens perpendiculaire à l'axe du tentacule, formant ainsi une série d'anneaux incomplets et les noyaux de ces cellules ont tous leur grand axe dirigé transversalement (pl. VI, fig. 9, *ep*). La cuticule, moulée sur l'épiderme ainsi disposé, formera une série de plis annulaires qui persisteront et constitueront la striure transversale déjà remarquée par de Lacaze-Duthiers. Mais les cellules épidermiques s'atrophient après avoir sécrété la cuticule, leur noyau diminue et devient homogène, si bien que, chez un tentacule entièrement formé, il faut bien chercher pour le retrouver. Les cellules qui portent les cils vibratiles de la bandelette longitudinale se conservent mieux que les autres.

L'on voit aussi le long du tentacule, surtout au voisinage de la massue, des cellules en forme de fioles dont la partie renflée s'enfonce entre les fibres musculaires, tandis que le col semble débou-



Les filaments tentaculiformes du Dentale, figures un peu schématisées.

Fig. 1. — Coupe longitudinale sagittale, passant par le fond de la fossette, de l'extrémité renflée en massue.

Fig. 2. — Coupe transversale de la partie cylindrique du filament.

Fig. 3. — Coupe transversale de la base de la massue.

Fig. 4. — Coupe longitudinale faciale parallèle au fond de la fossette comprenant le ganglion et ses nerfs. — *Ac*, anneau cartilagineux; *Ca*, canal axial du tentacule; *Cp*. les deux cavités paires sous-ganglionnaires; *Epe*, épiderme; *Epi*, épithélium interne; *Glm*, glandes muqueuses; *Ggn*, ganglion nerveux; *M*, fibres musculaires; *N*, fibres nerveuses; *pe*, pores excréteurs des glandes muqueuses; *Tn*, terminaisons nerveuses dans la cupule de la ventouse.

cher à la surface (pl. VI, fig. 8, *ep*); ce sont des cellules épithéliales qui jouent probablement le rôle de petites glandes muqueuses, un diminutif en quelque sorte des vingt glandes muqueuses unicellulaires de la massue. Elles dérivent apparemment de la couche épidermique. Cette atrophie de l'épiderme ne concerne que la partie cylindrique du filament. A l'extrémité renflée en massue ou plutôt en cuillère, l'épiderme se conserve non seulement, mais encore une partie de ses cellules semble prendre un développement remarquable sous forme d'éléments glandulaires.

Mais achevons d'abord la description du filament proprement dit, avant de faire celle de la cuillère terminale.

Les cellules sous-jacentes à celles de l'épiderme s'allongent dans un sens perpendiculaire à ces dernières, c'est-à-dire parallèle à l'axe du filament, et dans leur partie superficielle se montrent des fibres réfringentes qui s'allongent et constituent bientôt les fibres musculaires portant à leur face intérieure les noyaux des myoblastes. Ces fibres sont au nombre de douze environ sur les sections de la partie allongée du filament tentaculiforme, et disposées en cercle régulier (p. 137, fig. 2, *M*, et pl. VI, fig. 8, *m*). De Lacaze-Duthiers avait sans nul doute ces muscles sous les yeux lorsqu'il a parlé d'une striation longitudinale.

Enfin l'épithélium interne reste à l'état de cellules à noyau rond, affectant elles-mêmes des formes variables suivant l'état d'allongement ou de contraction du filament (p. 137 et pl. VI, fig. 8, *epi*).

L'une des faces du filament porte, disions-nous, une bandelette vibratile longitudinale. Cette face aplatie, même légèrement rentrante, correspond à la cavité de la cuillère terminale (p. 137, fig. 2 et 3).

Sous cette bandelette, entre les fibres musculaires, mais dans la partie extrême de la gaine que forment ces fibres, se trouvent avec constance non pas un filet nerveux, comme le veut Plate, mais bien deux filets égaux juxtaposés et parallèles (p. 137, fig. 1 et 2, *N*). En approchant de l'extrémité libre, ces filets nerveux se multiplient, et, à côté des deux filets décrits, on en voit un troisième puis un quatrième situés de part et d'autre et séparés des premiers

par la largeur d'une fibre musculaire. Ces filets nerveux externes proviennent d'une division des deux filets médians, comme on peut s'en assurer en suivant de coupe en coupe un même filament.

L'extrémité des filaments tentaculiformes présente une série de particularités anatomiques dignes d'une description spéciale. Tous les auteurs ont décrit le renflement en massue de cette extrémité, ainsi que l'excavation allongée qu'elle présente d'un côté; seulement, ils n'ont pas remarqué que cette fossette se trouve du même côté que la bandelette vibratile et en constitue, en quelque sorte, la terminaison.

L'épiderme se conserve mieux dans cette région que sur le reste de la surface. Dans la fossette, il se présente comme un épithélium en palissade portant de gros et nombreux cils vibratiles. La surface convexe est munie de cils plus courts.

La gaine musculaire présente, sur les sections transversales, vers la base du renflement terminal, un nombre croissant de fibres musculaires. J'en ai compté une quarantaine à l'endroit où le tentacule commence à grossir, et, plus loin, ce nombre s'accroît encore. Mais, malgré cette multiplication, la couche, dans son ensemble, n'est guère plus puissante, parce que les fibres diminuent en proportion de leur nombre. Il s'agit d'une ramification et non d'une multiplication.

Le parenchyme de la massue terminale est traversé par des fibres musculaires qui partent de la base du renflement, à son pourtour, et vont s'insérer sous l'épiderme du fond de la fossette. Ces fibres se voient avec évidence sur une coupe longitudinale passant par le milieu de la fossette et de la face convexe (p. 137, fig. 1).

La plupart des fibres partent de la face convexe, traversent le parenchyme sous un angle obtus, et viennent se terminer presque perpendiculairement dans le fond de la fossette. Le nombre total de ces fibres peut être estimé à une vingtaine. Plusieurs d'entre elles se continuent avec évidence dans les fibres de la hampe, dont elles ne sont que la terminaison. Pour d'autres, qui sont munies d'un noyau propre, cette continuité est douteuse.

Du côté concave, les fibres forment un angle très aigu et vont s'insérer dans la fossette, plus près du sommet du tentacule que les précédentes ; ces deux groupes de fibres se croisent donc à angle aigu. Les fibres du côté concave sont, du reste, beaucoup moins nombreuses que les premières. Plate ne dit pas un mot de ces structures, bien frappantes pourtant.

Cette disposition anatomique prouve clairement que nous avons affaire à des ventouses, interprétation confirmée par les observations de de Lacaze-Duthiers, relatives à l'usage que l'animal vivant fait de ses filaments tentaculiformes.

Ce sont, avant tout, des organes de préhension, fonction qui n'exclut pas d'autres usages et qui ne peut exercer, du reste, aucune influence sur la conception morphologique de ces parties.

A l'intérieur du tube constitué par les muscles se trouve l'épithélium interne, dont les cellules entourent un canal axial de forme irrégulière. A l'endroit où le tentacule commence un peu à se renfler, cet épithélium fait place, du côté opposé à celui qui porte la bandelette ciliaire, à une double rangée de cellules cinq fois plus grosses, à noyau moins riche en chromatine, à contenu incolore, mais constitué par de grosses granulations transparentes. Leur aspect tout à fait particulier les fait distinguer à première vue (p. 137, *Glm*).

Ce sont les « vingt grosses cellules à granulation serrée, de nature nerveuse » que Plate décrit « à la base de la massue ». Le doute n'est pas possible ; l'on ne trouve pas, dans tout le tentacule, une autre catégorie de cellules au nombre de vingt et à granulation serrée. Seulement, elles ne sont pas de nature nerveuse.

Déjà leur simple aspect, comparé à celui des cellules ganglionnaires, aurait dû garantir Plate contre cette erreur. Les éléments nerveux ont un sarcode compact, finement ponctué, aussi différent que possible de celui des cellules qui nous occupent. Il n'est pas difficile de trouver dans le corps du Dentale des cellules semblablement constituées, ce sont les glandes muqueuses unicellulaires du manteau.

Mais il n'est pas nécessaire d'avoir recours aux analogies pour en déduire la fonction probable de ces éléments, puisque l'observation directe suffit à trancher la question. Chaque cellule est munie d'un pore excréteur débouchant à la surface de l'épiderme (p. 137, *pe*).

Ces pores sont tous situés sur deux lignes longitudinales. Si nous appelons ventrale la face ciliée du filament tentaculiforme, la face opposée ou convexe serait dorsale ; ces faces seraient reliées par les faces latérales. Eh bien, tous les pores excréteurs se trouvent sur les côtés de la face dorsale, à l'endroit où elle passe aux faces latérales.

Sur les coupes transversales de cette région du tentacule, le tube musculaire semble interrompu en deux endroits correspondant précisément aux bords de la face dorsale; les fibres musculaires s'écartent en ces points pour livrer passage aux canaux excréteurs.

Sur ces mêmes coupes on voit que l'épithélium du canal interne continue à régner dans cette région, sur les côtés et à la partie ventrale du canal; il ne cède la place aux glandes muqueuses que du côté dorsal, et encore pas complètement, car ses cellules se retrouvent, aplaties par compression, entre les éléments glandulaires.

Je présume, mais sans en avoir des preuves suffisantes, que les cellules glandulaires dérivent de l'épiderme et s'enfoncent dans l'intérieur du tentacule, passant entre les fibres musculaires et repoussant devant elles les cellules de l'épithélium interne. Je le présume, parce que sur les tentacules jeunes du bord interne du bouclier, on voit, près de la massue terminale, des cellules épidermiques s'enfoncer de la sorte ; mais ces cellules n'ont pas encore des caractères qui permettent d'y reconnaître des glandes. Leur identité avec les cellules muqueuses n'est donc qu'une supposition très plausible.

De Lacaze-Duthiers a déjà remarqué que les tentacules s'entourent d'une mucosité et, avant lui, Clarck leur attribuait la fonction de la sécrétion d'une salive. La découverte des éléments sécréteurs n'a donc rien d'inattendu. Il est seulement curieux que les orifices se trouvent du côté convexe et à la base de la massue ; on les aurait plutôt cherchés dans la cavité de la ventouse.

La connexion que Plate a cru pouvoir établir entre ces cellules et les cônes sensoriels de la ventouse, par l'intermédiaire de longs prolongements, n'est pas seulement improbable, elle est fausse et purement imaginaire. Ce sont, sans doute, les fibres musculaires que cet auteur aura pris pour des filaments nerveux connectifs.

Au-dessus des glandes muqueuses, l'épithélium interne change de caractère ; il se montre composé de cellules à parois épaisses, avec un corps cellulaire régulièrement ovale et homogène et un noyau homogène aussi. Ces cellules, sur quatre ou cinq de hauteur, forment un anneau complet.

Ce tissu rappelle celui qu'on désigne communément du nom de cartilage chez les animaux inférieurs, et qu'il serait peut être plus juste de comparer au tissu cellulaire rigide des plantes. Il ne semble pas avoir d'autre fonction que la rigidité ; c'est un organe de soutien.

Cet anneau cartilagineux à la base de la massue terminale, qu'aucun auteur n'a encore décrit, est un élément important dans la détermination de la fonction de l'organe, car l'on retrouve un anneau de support dans presque toutes les ventouses véritables.

Le canal du tentacule ne s'étend pas au delà de l'anneau cartilagineux dont l'orifice semble entièrement fermé par des cellules épithéliales ordinaires.

Au-dessus de l'anneau viennent deux cavités symétriquement placées à droite et à gauche, et qui paraissent closes sur elles-mêmes ; du moins, je n'ai pas réussi à trouver une communication entre celles-ci et le canal axial.

Ces deux cavités supportent et embrassent entre elles un amas homogène, finement ponctué, dont la ressemblance avec la substance des cellules ganglionnaires frappe à première vue. L'on n'y distingue guère les limites des cellules, mais on voit, à la base, deux noyaux, et une dizaine d'autres, sur les côtés, qui pourraient bien être les noyaux des cellules composant le ganglion.

Et, en effet, je crois pouvoir affirmer qu'il s'agit bien ici d'un ganglion nerveux véritable. Voici mes preuves. En suivant attentivement,

de coupe en coupe, un même tentacule, je suis arrivé à me convaincre que les deux filets nerveux médians, qui accompagnent la bandelette, quittent la surface au-dessus du bord de l'anneau cartilagineux et, décrivant un demi-tour l'un autour de l'autre, viennent se perdre dans la base du ganglion, tout près de chacun des deux noyaux déjà mentionnés. De plus, je vois nettement une série de filaments de substance ponctuée, partir de la partie supérieure du ganglion pour se rendre chacun à une cellule sensorielle de la cupule.

Je présume que ce ganglion est bien le même organe que Plate désigne de ce nom, que ses cellules sensorielles correspondent bien aux miennes, et que cet auteur s'est seulement trompé sur les connectifs. Méconnaissant les filaments qui vont du ganglion aux terminaisons nerveuses, il en a décrit d'imaginaires, qui se rendraient aux glandes muqueuses !

Toute la partie du ganglion qui n'est pas enfoncée comme un coin entre les deux cavités, se trouve noyée dans l'amas terminal des cellules épithéliales, qui forme le parenchyme de la ventouse, et que traversent les fibres musculaires et les filaments nerveux.

Ces derniers présentent, sur une coupe transversale de l'extrémité de la ventouse, une disposition à peu près régulière de fer à cheval, dont la concavité répond à la cupule de succion. J'en ai compté 24 sur un tentacule entièrement développé.

Les organes sensoriels se présentent sous la forme de cônes allongés, colorables à l'acide osmique et même au carmin. La base du cône est appliquée intérieurement contre la cuticule, sa pointe se continue insensiblement dans le filet nerveux qui le relie au ganglion. Il ne renferme point de noyau (p. 137, fig. 1, *tn*). Ce n'est donc pas un élément histologique, mais le prolongement superficiel d'un élément qu'il faut sans doute chercher parmi ces cellules nucléées adhérentes à la surface du ganglion.

La terminaison sensorielle se trouve en dehors de la cuticule. Parmi les cils, dont la toison serrée recouvre cette cuticule, j'en distingue quelques-uns qui se colorent comme la subtance des cônes,

et qui ont le même aspect pointillé. Comme chaque groupe de ces cils fait constamment face à un cône, je n'hésite pas à le considérer comme la terminaison dernière de l'organe sensoriel.

Plate décrit cette terminaison comme une épaisse garniture de baguettes sensorielles. Je ne conteste pas ce résultat; je me borne à observer que, moins heureux ou moins habile que l'auteur cité, je n'ai pas réussi à discerner ces nombreuses baguettes, et que ce que j'ai vu ressemblait plutôt à des cils estampés. Et pourtant mes observations ont été faites avec un objectif apochromatique à immersion homogène de 3^{mm} de foyer, sortant des ateliers de Zeiss. Quant à la nature de la sensation que Plate déclare être le toucher, je préfère rester dans une réserve que le lecteur appréciera sans nul doute.

Il ne me reste plus, en terminant cette trop longue description, qu'à jeter un coup d'œil sur les homologies générales de l'organe dont nous avons approfondi l'anatomie microscopique.

De Lacaze-Duthiers n'a pas abordé cette question; la discussion des motifs qui ont fait désigner l'organe du nom de branchie, de glande salivaire ou de filaments tactiles, sont discutés au point de vue exclusivement physiologique. Or, nous avons vu que toutes ces fonctions sont réunies et qu'il faut encore y ajouter celle de la préhension. Mais qu'importe au point de vue des homologies?

La position et les rapports des filaments font songer involontairement à une branchie et la comparaison avec les jeunes filaments branchiaux tels que de Lacaze-Duthiers les a si bien décrits pour les embryons de la moule,[1] est certainement très tentante. Le point d'origine, dans le fond du repli, entre le manteau et le pied, est le même dans les deux cas.

Mais les filaments tentaculiformes du Dentale reçoivent leurs nerfs des ganglions cérébroïdes, tandis que les branchies des bivalves sont innervées par le ganglion postérieur. Cette considération rend assurément l'homologie branchiale très problématique, et éta-

[1] *Sur le développement des branchies des Mollusques* (*Annales des sciences naturelles*, 4e série).

blirait plutôt un rapprochement entre les filaments et les tentacules buccaux des Lamellibranches et de divers mollusques. Mais alors leur point d'origine, assez loin en arrière de l'orifice buccal, surgit comme une difficulté sérieuse.

L'on pourrait expliquer les faits connus en ayant recours à l'hypothèse d'un type ancestral commun aux Solenoconques et aux Bivalves. Ce type aurait été pourvu d'une longue série d'appendices creux et ciliés, s'étendant de la bouche à l'anus dans le fond du repli du manteau. De tous ces appendices, les Lamellibranches n'auraient conservé que les plus antérieurs et ceux de la partie postérieure, comme tentacules buccaux et comme branchie. Le Dentale au contraire n'aurait conservé que ceux de la région post-buccale. Les appendices postérieurs des Lamellibranches se seraient ensuite multipliés et étendus secondairement en largeur et en avant. Cette hypothèse, qui rendrait compte des faits d'innervation, ne laisserait subsister, entre les filaments tentaculiformes des uns et les filaments branchiaux des autres, qu'une homologie sériale ; il n'y aurait pas homologie directe. Ce n'est là qu'une pure hypothèse.

La question morphologique ne nous semble pas mûre et, dans cet état de choses, nous croyons préférable d'employer une dénomination qui ne préjuge rien.

A ce titre, le nom de cirrhibranches, qui a été proposé pour les Dentales, nous paraît mériter la condamnation qu'il a subie par de Lacaze-Duthiers, et je constate avec satisfaction que la connaissance approfondie que j'ai acquise de ce type remarquable me permet de confirmer de tout point la position que l'éminent anatomiste lui a assignée dans le système.

EXPLICATION DES FIGURES.

PLANCHE V.

Fig. 1. Coupe transversale de *Dentalium entale* adulte à la hauteur de la partie apicale élargie du pied avec les extrémités des filaments tentaculiformes et le manteau. Durcissement à l'alcool absolu, coloration au carmin-borax. Grossissement, 24 diamètres.

2. Coupe transversale près de la base du pied avec le bulbe buccal et l'écusson qui porte les filaments tentaculiformes entièrement développés (*ft*) et les jeunes (*ft'*). Traitement et grossissement comme ci-dessus.

3. Quelques cellules de l'épithélium rénal présentent des espaces (*e*) où étaient logés les globules jaunes. Fixation à l'acide picro-chromique, additionné, au début, d'acide acéto-osmique; coloration au carmin-borax. Grossissement, 312 diamètres.

4. Un cæcum de la glande ou poche anale avec ses cellules ciliées (*c*) et des zoospermes (*z*). Traitement et grossissement comme ci-dessus.

Explication des lettres.

b, abajoues.
bm, bourrelet glandulaire moyen du manteau.
c, cils des cellules de la glande anale.
cm, cavité du manteau.
d, lobe dorsal du pied.
D, côté dorsal de l'animal.
e, espace des cellules rénales où se trouve leur sécrétion.
ep, épiderme.
ft, filaments tentaculiformes entièrement développés.
ft', filaments tentaculiformes en voie de développement.
ld, le lobe droit du pied.
lg, le lobe gauche du pied.
m, le manteau.
mc, muscles circulaires du pied.
mf, muscles de l'écusson qui se prolongent dans les filaments.
ml, muscles longitudinaux du pied, prolongement du muscle rétracteur.
ml', couche externe de fibres longitudinales.
mtr, muscles transversaux ou diagonaux.
n, noyaux de cellules.
œ, œsophage.
st, écusson qui porte les filaments.
V, côté ventral de l'animal.
z, zoospermes.

PLANCHE VI.

Fig. 5. Portion de la région médiane, du côté dorsal, d'une coupe du pied de *Dentalium entale* adulte passant au-dessous des expansions latérales, fixée à l'alcool absolu, colorée au carmin-borax; grossie 96 fois en diamètre.

6. Coupe longitudinale sagittale par le bord supérieur du manteau et son bourrelet; fixation au mélange d'acides, coloration au carmin-borax; grossie 55 fois en diamètre.

7. Petite portion de la région supérieure de la coupe précédente; grossie plus fortement (150 fois en diamètre) pour montrer la forme des deux espèces de glandes unicellulaires.

FIG. 8. Portion voisine de la ventouse de la partie cylindrique d'un filament tentaculiforme entièrement développé, coupé obliquement. Fixation au mélange d'acides picro-chromique et acéto-osmique, coloration à la glycérine hématoxylique ; grossissement, 400 environ.

9. Coupe oblique à travers un filament tentaculiforme en voie de développement, pour montrer la disposition des éléments épidermiques. Traitement comme ci-dessus ; grossissement, 300 environ.

Explication des lettres.

bm, bourrelet glandulaire moyen du manteau.
e, portion conjonctive et sans muscles du manteau.
ep, cellules épidermiques.
epi, épithélium interne des filaments.
fc, fibres musculaires circulaires du mante au.
fl, fibres longitudinales du bourrelet du manteau.
gm, glandes granuleuses du bourrelet du manteau.
gp, glandes hyalines ou ponctuées du bourrelet.
gpn, noyau cellulaire des glandes hyalines.
m, fibres musculaires des filaments.
mc, muscles circulaires du pied.
ml, muscles longitudinaux du pied en continuité avec le muscle rétracteur.
mtr, muscles transversaux ou diagonaux du pied.

PLANCHE VII.

Toutes les figures se rapportent à des tissus fixés avec les mélanges d'acide picrique, chromique, acétique et osmique, puis colorés au carmin-borax extrait ensuite par l'alcool acidulé, et montés au baume.

FIG. 10. Portion voisine de la ligne médiane du bord ventral des ganglions cérébroïdes, montrant la substance à grosses cellules ganglionnaires. Grossissement, 520 diamètres.

11. Épithélium du repli entre l'œsophage et les abajoues, montrant la limite de l'épithélium cilié et de l'épithélium glandulaire. Grossissement, 260 diamètres.

12. Épithélium de la poche buccale dans la partie située entre les deux abajoues ; grossi 390 fois.

13. Épithélium glandulaire de l'estomac avec les masses de sécrétion plus ou moins détachées des cellules. Grossissement, 390 diamètres.

14. Tissu de la poche de la radule avec son épithélium à palettes, sa couche musculaire et le tissu cartilagineux ; grossi 390 fois.

15. Noyaux de cellules hépatiques montrant la disposition des filaments chromatiques. Grossissement, 390 diamètres.

Explication des lettres.

ca, tissu cartilagineux.
cc, cellules épithéliales ciliées.
cg, cellules épithéliales glandulaires.
cp, cellules épithéliales à palettes.

cr, corpuscules chromatiques à la base des cils.

ctr, couche transparente sur laquelle les cils sont implantés.

d, épithélium en dallage qui enveloppe les ganglions cérébroïdes.

ds, cellules aplaties conjonctives du tissu situé entre les ganglions cérébroïdes.

f, tissu fibrillaire du ganglion.

m, muscles de la mastication.

n, noyaux des cellules ganglionnaires.

ng, cellules de la névroglie.

p, palettes de l'épithélium de la poche de la radule.

s, masses sécrétées par les cellules épithéliales glandulaires.

PLANCHE VIII.

Fig. 16. Trois cellules hépatiques en coupe extrêmement mince, montrant les filaments sarcodiques et les globules de sécrétion. Fixation au liquide de Flemming, formule de l'auteur, coloration au carmin alunique. Grossissement, 390 en diamètre.

17. Coupe à travers la partie moyenne d'un des ganglions pédieux, montrant la répartition des substances fibrillaire et ganglionnaire. Fixation à l'alcool absolu, coloration au carmin-borax. Grossissement, 175 diamètres.

18 et 19. Deux fibres musculaires du muscle rétracteur isolées par dissociation et colorées à l'hématoxyline. Grossissement, 900 diamètres.

20. Ovule jaune, avec une couche encore plus épaisse de lécithe fixé à l'acide picro-chromique et coloré au carmin alunique ; grossi 433 fois en diamètre.

21. Ovule plus avancé avec un lécithe considérable, mais avec son noyau et ses nucléoles intacts ; fixé, coloré et grossi comme ci-dessus.

22. Ovule ovarien parfaitement mûr, le noyau et les nucléoles complètement dispersés ; fixé et coloré comme les précédents ; grossi 300 fois en diamètre.

23. Zoospermes mûrs, *a* à l'état vivant ; *b* traités par le vert d'iode légèrement acidulé d'acide acétique. Grossissement, 730 diamètres.

Explication des lettres.

bl, substance blanche ou fibrillaire du ganglion.

d, denticules qui unissent les fibres musculaires voisines.

f, fibrilles musculaires.

gr, substance grise ou ganglionnaire.

gh, globules de sécrétion hépatique.

l, lécithe des ovules.

m, couche muqueuse enveloppante de l'œuf.

n, nucléoles de l'ovule.

r, substance réticulée du protoplasme des cellules hépatiques.

t, tache claire qui occupe, chez l'ovule mûr, la place du noyau.

LE RAJEUNISSEMENT KARYOGAMIQUE
CHEZ LES CILIÉS

PAR

E. MAUPAS

Conservateur adjoint de la Bibliothèque d'Alger.

I. INTRODUCTION HISTORIQUE.

Parmi les nombreuses et grandes questions dont la biologie moderne poursuit avec persévérance la solution, il n'en est certes pas de plus importantes que celles se rapportant aux phénomènes immédiats de la vie cellulaire. Rechercher et étudier toutes les formes que la cellule vivante peut revêtir, l'analyser dans ses parties élémentaires essentielles, éclaircir et mettre en évidence les structures intimes de ces éléments, suivre les métamorphoses et les transformations que ces éléments et ces structures éprouvent pendant les phases de la vie cellulaire, décomposer celle-ci dans ses fonctions principales en rattachant chacune d'elles à celles des parties élémentaires qui leur servent de substratum organique, déterminer avec précision les forces et les produits de ces fonctions, en un mot scruter sous toutes les formes et dans toutes leurs manifestations la morphologie et la physiologie cellulaires, tel est le vaste et beau problème que la cytologie contemporaine s'est posé.

Avec un programme aussi compréhensif, cette jeune science, la dernière apparue parmi les autres branches de la biologie, emprunte ses renseignements et ses matériaux d'étude au monde vivant entier. La botanique et la zoologie, dans toutes leurs divisions, embrassant la série entière des êtres vivants depuis les plus élevés en organi-

sation jusqu'aux plus inférieurs, sont ses tributaires. Mais, dans la seconde de ces sciences, le groupe des Protozoaires est bien certainement un de ceux qui lui fournissent les sujets d'étude les plus riches et les plus variés.

Les Infusoires ciliés, ces êtres si profondément et si essentiellement unicellulaires dans tous leurs éléments et toutes leurs structures, sont les représentants les plus élevés de ce groupe des Protozoaires. Aussi ont-ils été les plus souvent observés et étudiés par les cytologistes. Chez eux, en effet, la vie élémentaire de la cellule se manifeste avec une variété de formes et une puissance d'activités physiologiques, qui ne sont égalées nulle part ailleurs. Adaptée à la vie animale libre, la cellule unique, constituant leur organisme, s'est différenciée morphologiquement et physiologiquement de façon à répondre aux besoins les plus divers et les plus élevés de cette existence indépendante.

Parmi les fonctions relevant de la vie cellulaire, la fécondation dite sexuelle a toujours vivement sollicité la curiosité des cytologistes. Dans ces dernières vingt années surtout, de nombreux travailleurs se sont efforcés d'en expliquer les véritables causes et effets. Grâce aux progrès de la technique micrographique et des appareils optiques, de belles et brillantes découvertes sont venues enrichir cette partie de la science. Les recherches consacrées spécialement aux Infusoires ciliés y ont apporté un contingent notable de faits et d'observations intéressantes.

C'est à passer le plus rapidement possible en revue ces dernières recherches que vont être employées les quelques pages de cette introduction. Je pourrai être d'autant plus concis, qu'on en trouve déjà d'excellents exposés historiques dans les publications de Balbiani [1], de Stein [2], de Bütschli [3] et de Entz [4]. Je ne ferai donc qu'ef-

1 *Phénomènes sexuels des Infusoires*, 1861, p. 2-15, et surtout *Journal de micrographie*, 1881 et 1882.

2 *Der Organismus der Infusionsthiere*, t. II, 1867, p. 40-140.

3 *Protozoa*, 1888. Partie historique consacrée aux Infusoires ; *passim*.

4 *Studien über Protisten*, 1re partie, 1888, p. 429-455.

fleurer la longue série d'observations inexactes, de fausses interprétations et de conceptions erronées, par lesquelles la théorie de la fécondation des Ciliés a dû passer avant d'arriver à une formule nette et exacte. Dans les travaux antérieurs, je chercherai surtout à mettre en évidence les faits et les interprétations, qui trouvent naturellement et sans effort leur place dans les cadres de la conception, suivant laquelle nous comprenons actuellement ces phénomènes. Je n'entreprendrai pas l'exposition détaillée des observations de chaque auteur, d'autant moins que, plus loin, à propos de chacune des espèces étudiées par moi, on trouvera un résumé aussi exact que possible des faits déjà constatés par d'autres pour ces espèces.

Les recherches sur la fécondation des Ciliés peuvent se diviser en deux sections : 1° l'étude des phénomènes externes ; 2° l'étude des phénomènes internes.

Déjà les plus anciens observateurs, tels que Leuwenhoek, Baker, Joblot, Gleichen, observèrent des syzygies de Ciliés et les interprétèrent comme des accouplements sexuels (*coitus*). Mais, trompés par l'imperfection des instruments dont ils se servaient, ils confondirent fréquemment de simples divisions fissipares avec les véritables accouplements. Aussi beaucoup de leurs successeurs immédiats n'acceptèrent-ils leurs observations qu'avec défiance, ou même les repoussèrent catégoriquement. O.-F. Müller lui-même, dans les premières années de ses études, était complètement sous l'impression de cette défiance et il commença par affirmer que tous les cas d'accouplements signalés par ses prédécesseurs n'étaient que des divisions binaires. Mais plus tard, lorsqu'il eut observé directement la conjugaison du *Paramecium aurelia* (*caudatum*), qu'il l'eut vu durer pendant plus de douze heures et qu'il eut constaté que les individus en syzygie étaient généralement de petite taille[1], il se fit un revirement complet dans ses idées, et O.-F. Müller se prononça, sans hési-

[1] *Animalcula infusoria*, etc., 1786, p. 87, pl. XII.

tation, pour un acte d'accouplement sexuel. Il se montra tout aussi affirmatif pour la syzygie de *Chilodon cucullulus*. Les contradictions qui existent dans les diverses parties du texte du savant danois s'expliquent par la publication posthume de son livre. Il était, en effet, loin d'être achevé, lorsque le vieux micrographe mourut, et fut publié par son ami Fabricius, à l'aide de notes et de fragments non coordonnés par l'auteur. On réimprima même en tête, sans y rien changer, une introduction qui avait déjà paru treize ans auparavant dans une autre des publications de Müller.

Le savant danois devançait ainsi beaucoup son époque et il nous faudra maintenant attendre jusqu'aux premiers travaux de Balbiani, avant de voir de nouveau les syzygies de Ciliés interprétées exactement. Les contemporains et les successeurs immédiats de Müller ne tinrent pas compte de son observation, si bien vue et si exactement décrite, et persistèrent dans la vieille erreur. S'autorisant des belles observations de Trembley, de Spallanzani et de Saussure sur la multiplication fissipare, ils considérèrent le rapprochement longitudinal des Ciliés comme un état de division, différant de la division transversale uniquement par la direction. Plus tard, l'influence néfaste d'Ehrenberg, avec sa théorie imaginaire de l'hermaphrodisme, de l'autofécondation et de l'oviparité des Infusoires, venant encore s'ajouter à cette défiance générale, il devint avéré pour tout le monde que là où Müller et quelques-uns de ses prédécesseurs avaient cru voir un accouplement, il n'y avait que des divisions longitudinales.

Cette longue persistance et cette universalité dans l'erreur méritent que nous nous y arrêtions un instant. Elle nous prouve combien les idées préconçues peuvent fausser le jugement et endormir la sagacité des meilleurs esprits. L'interprétation exacte d'une syzygie est, en effet, une des observations les plus aisées à faire, si aisée, que O.-F. Müller y avait parfaitement réussi, avec les instruments si défectueux de son époque. Elle exigeait, en effet, seulement un peu de patience; qualité qui bien certainement ne faisait pas défaut à des observateurs du mérite d'Ehrenberg, de Dujardin, de Perty, de

Stein, de Lachmann et de Claparède, qui consacrèrent de si nombreuses années de labeur à l'étude des Infusoires. Tous cependant, aveuglés par de fausses idées préconçues, passèrent à côté de la vérité et laissèrent à Balbiani l'honneur de la rétablir.

Malgré cette profonde erreur sur la signification des syzygies, l'idée d'une reproduction sexuelle chez les Ciliés ne fut pas abandonnée pour cela. Nous avons déjà fait allusion plus haut à la théorie d'Ehrenberg. Cette théorie, basée sur un ensemble de confusions, d'hypothèses et d'affirmations sans preuves, a été si souvent discutée et s'éloigne si complètement de la réalité, qu'il est inutile d'en recommencer la critique ici. Elle eut d'ailleurs fort peu de succès auprès de ceux qui la virent naître. Battue en brèche par les nombreux adversaires d'Ehrenberg, elle ne tarda pas à être abandonnée, même par ceux qui se disaient les élèves et les continuateurs du micrographe de Berlin.

La débâcle des exagérations et des fausses hypothèses d'Ehrenberg entraîna à sa suite une réaction en sens inverse, qui, à son tour, alla trop loin. L'on vit, en effet, des observateurs de la valeur de Dujardin (1842), de de Siebold (1845), de Perty (1852) nier, chez les Infusoires, l'existence de toute espèce d'organes ou de phénomènes sexuels. Il s'écoula alors une période de quelques années, pendant lesquelles il semblait s'être fait un accord unanime pour refuser aux Ciliés la sexualité sous quelque forme que ce fût.

Toutefois, quelques observations isolées, faites dans les groupes zoologiques voisins, vinrent de temps à autre réveiller les esprits indécis. Telle fut la découverte de la conjugaison chez les Acinétiens, par Stein (1849) et surtout celle de ces prétendus embryons que de Siebold, Focke, Eckhard, O. Schmidt, Cohn et Stein observèrent, vivants, à l'intérieur de plusieurs espèces de Ciliés. Aucun de ces observateurs n'avait réussi à suivre la véritable origine de ces embryons (reconnus plus tard pour être des parasites); mais alors tout portait à croire que leur production devait se faire à la suite d'un acte sexuel. C'est à ce moment (1856) que le grand physiologiste

allemand, Joh. Müller, vint annoncer à l'Académie de Berlin[1] qu'il avait constaté à plusieurs reprises dans le nucleus du *Paramecium aurelia* la présence de corps filiformes, ressemblant à des spermatozoïdes. Il ajoutait en même temps que ses élèves, Claparède, Lachmann et Lieberkühn, avaient fait des observations semblables sur le nucleus du *Chilodon cucullulus* et le micronucleus du *Colpoda ren*. Le célèbre professeur, très prudent, mit quelque réserve dans ses expressions; mais elles n'en laissaient pas moins voir que, pour lui, ces productions filamenteuses devaient très probablement représenter les spermatozoïdes des Ciliés.

La question de la sexualité des Infusoires se réveillait donc de nouveau et sous une nouvelle forme. L'existence d'éléments fécondateurs entraînait avec elle, comme conséquence forcée, celle d'une fécondation sexuelle et de produits dérivant de cette fécondation. Il s'agissait maintenant de savoir de quelle nature étaient ces produits et comment s'opérait cette fécondation. C'est alors que Balbiani vint donner une réponse complète en apparence à ces questions.

Au mois de mars 1858, il présenta à l'Académie des sciences de Paris[2] une note dans laquelle il affirmait que les Infusoires ciliés se propagent à l'aide de sexes. Il démontrait, par ses observations sur le *Paramecium bursaria*, que les syzygies longitudinales de cette espèce, considérées comme des divisions, représentaient un véritable accouplement; dans cet accouplement, suivant lui, le nucleus devait jouer le rôle d'ovaire et le micronucleus (nucléole) celui de testicule. Il affirmait que ces êtres hermaphrodites se fécondaient réciproquement et que du produit de cette fécondation naissait un embryon acinétiforme qui, en se métamorphosant, revêtait plus tard la forme typique de l'espèce. Cette note, à côté de nombreuses et grosses erreurs, contenait une découverte importante. En effet, depuis son apparition, il est devenu constant pour tout le monde

[1] *Monatsberichte der Berliner Acad.* 1856, p. 390-92.

[2] *Comptes rendus*, t. XLVI, 1858, p. 628, et *Journal de la physiologie*, t. I, p. 347, pl. IV.

que les syzygies de Ciliés représentent un accouplement et non une division longitudinale. Dans ses autres publications, qui se succédèrent rapidement[1], Balbiani étendit cette démonstration à un assez grand nombre d'espèces. Puis vinrent les travaux d'Engelmann[2] et de Stein[3], confirmant ceux du savant français et les complétant par la belle découverte, faite par Stein, de la formation des microgamètes[4] et de leur accouplement avec la macrogamète, chez les Vorticellides.

Les phénomènes externes de la conjugaison se trouvaient dès lors connus dans tous leurs traits essentiels. Restaient à faire connaître les phénomènes internes.

C'est encore à Balbiani que revient l'honneur d'avoir été le premier à entrevoir exactement quelques-uns de ces phénomènes internes. Dès sa première publication, il décrivit et figura l'aspect et la structure fibreuse que le micronucleus prend pendant l'accouplement et annonça qu'il pouvait se diviser à deux reprises successives. Malheureusement il confondit encore ces états fibreux avec les corpuscules filamenteux observés par J. Müller et ses élèves. Mais il ne tarda pas à corriger lui-même cette erreur et, dans son Mémoire sur les phénomènes sexuels[5], démontra que les filaments de J. Müller étaient dus à la présence de parasites de l'ordre des Bactériacées.

[1] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. XLVII, 1858, p. 383, et *Recherches sur les phénomènes sexuels des Infusoires* (*Journal de la physiologie*, 1861, t. IV, p. 102-130 ; 194-220 ; 431-448 et 465-520, pl. VII-IX.) — Réimprimé également en tirage à part, d'après lequel je ferai toutes mes citations.

[2] *Zeitschr. für Wiss. Zool.*, t. XI, 1861, p. 347-393, pl. XXVIII-XXXI.

[3] *Der Organismus*, etc., t. II, 1867, p. 40-140.

[4] Stein et tous les auteurs ultérieurs, à sa suite, se servent des termes micro- et macrogonidie pour désigner les deux vorticelles d'une conjugaison. J'ai préféré ceux de micro- et macrogamète, dont le sens étymologique correspond beaucoup mieux aux faits, puisque la conjugaison, au point de vue morphologique, se réduit à un acte de copulation nucléaire, ou *karyogamie* sans génération et procréation d'aucune sorte. Ces termes d'ailleurs sont employés depuis longtemps par les botanistes pour désigner des phénomènes analogues. Par extension, j'appellerai *gamètes*, les individus en conjugaison d'une espèce quelconque.

[5] *Loc. cit.*, p. 116.

Balbiani se débarrassa encore de bonne heure d'une autre fausse notion, qu'il avait d'abord également partagée avec tout le monde. Il s'agit de ces prétendus embryons acinétiformes, dont nous avons parlé plus haut et dont il affirmait, dans son premier travail, avoir suivi le retour à la forme normale. Dès 1860 [1], il rectifia cette erreur, en démontrant que les embryons en question étaient des parasites de la famille des Acinétiens.

Mais s'il réussit à déblayer la science de ces idées erronées, il introduisit d'autres erreurs tout aussi graves et qui, pendant près de vingt ans, pèseront lourdement sur le progrès de nos connaissances, autant par leur fausseté même que par la conception inexacte de l'organisme des Ciliés, qui en était la conséquence nécessaire. Trompé par une fausse idée de leur organisation qui, suivant lui, devait répondre à un assez haut degré de complexité, il rechercha dans les phénomènes sexuels des Ciliés des analogies avec ceux des animaux supérieurs. Il décalqua, pour ainsi dire, sa théorie de leur sexualité sur celle de ces êtres supérieurs, telle qu'on la concevait à cette époque. C'est ainsi que les états fibreux du micronucleus et de ses produits devinrent des capsules spermatiques renfermant des spermatozoïdes. Cependant personne ne pouvait être mieux préparé que lui pour éviter cette erreur. Ces prétendues capsules spermatiques ne sont, en effet, que des états de division du micronucleus, et Balbiani avait publié, dès 1860 [2], un excellent travail, dans lequel il décrivait avec la plus grande exactitude ces divisions du micronucléus pendant la bipartition fissipare. Mais il fallait à sa théorie des spermatozoïdes, et les mêmes phénomènes reçurent des interprétations absolument différentes. Des ovules pourvus d'une vésicule germinative furent également décrits et ces ovules dérivés du nucleus, considéré comme ovaire; tandis qu'en réalité les produits en question appartenaient à l'évolution du micronucleus. La fécondation devait s'effectuer au moyen de l'échange réciproque

[1] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LI, 1860, p. 319.

[2] *Journal de la physiologie*, t. III, 1860, p. 71-87, pl. III.

d'une capsule spermatique entre les deux conjoints, échange non observé directement bien entendu, puis par la dissolution de cette capsule et l'imprégnation de l'ovule par les spermatozoïdes ainsi mis en liberté. L'œuf fécondé ne se développait pas dans le corps de la mère ; mais était pondu au dehors. Balbiani affirmait même avoir assisté à une de ces pontes. Telle est, dans ses traits essentiels, cette théorie de la sexualité des Ciliés, dont le mérite, comme invention, est assez faible, puisque, comme je l'ai déjà dit, elle ne fait que suivre pas à pas les connaissances acquises à ce moment sur la reproduction sexuelle des Métazoaires.

Présentée avec art, dans un mémoire dont la méthode dogmatique d'exposition ne permettait que très difficilement d'en saisir les points faibles, elle fut accueillie à peu près sans réserve par presque tous les contemporains.

Stein seul éleva la voix contre elle, non pas pour la contester et la battre en brèche dans ses bases essentielles, mais simplement pour la modifier dans quelques points accessoires[1]. Stimulé, comme Balbiani, par les observations de Müller sur les prétendus spermatozoïdes, il s'était activement mis à l'œuvre et avait aperçu les états fibreux du micronucleus en même temps que Balbiani. Il adopta donc la même opinion que ce dernier et considéra cet organe comme un testicule. Mais au lieu de regarder les syzygies comme un accouplement avec fécondation réciproque des deux conjoints, il prétendit que ces unions avaient simplement pour but d'éveiller l'activité des organes sexuels, et que la fécondation n'avait lieu qu'après la disjonction, chaque conjoint se fécondant lui-même. Ainsi que Balbiani, il considérait le nucleus comme représentant l'organe femelle ; mais au lieu d'en faire un ovaire producteur d'œufs, il voulut y voir un simple germigène (Keimstock) donnant naissance à des sphères germinatives, lesquelles, en se développant, se transformaient en sphères embryonnaires, puis celles-ci, finale-

[1] *Loc. cit.* — Voir surtout p. 77, 137.

ment, en embryons acinétiformes. Stein, en effet, est resté toute sa vie victime du parasitisme, et il ne sut pas écarter de sa théorie ces sphères embryonnaires et ces prétendus embryons, que Balbiani avait éliminés, comme facteurs étrangers. Inutile d'ajouter que jamais Stein n'avait vu un de ces embryons acinétiformes reprendre la forme normale. Les corps qu'il appelait sphères germinatives étaient les œufs de Balbiani, et, comme nous l'avons dit plus haut, appartenaient à l'évolution du micronucleus, dans laquelle ils correspondent à notre stade H^3.

Les idées de Stein trouvèrent peu d'adhérents, et, par le fait, étaient déjà fortement compromises dans le moment même où leur auteur les formulait. En effet, sans compter la note de Balbiani citée plus haut sur le parasitisme des prétendus embryons, et dont Stein crut à tort ne pas devoir tenir compte, dès 1864, Mecznikoff [1] démontra que les embryons du *Paramecium aurelia* étaient des acinétiens parasites, appartenant au genre Sphærophrya. Mais le coup de grâce ne leur fut porté que par les deux mémoires d'Engelmann [2] et de Bütschli [3]. Ces deux savants, par des expériences très habilement conduites, infestèrent à volonté, de ces parasites, des Infusoires conjugués et non conjugués qui, auparavant, n'en montraient pas la moindre trace.

La théorie de Balbiani, plus généralement acceptée, dura également un peu plus longtemps. Kœlliker [4], dans ses recherches sur la conjugaison du *Paramecium caudatum*, l'admit à peu près sans réserve, et fit même des efforts peu heureux pour l'adapter à la théorie de l'unicellularité des Infusoires. Mais, en 1873, Bütschli [5] éleva des doutes très sérieux contre elle, et contesta la nature d'éléments fécondateurs mâles aux fibres des capsules striées, ou capsules sper-

[1] *Archiv für Anatomie und Physiologie*, 1864, p. 258-61, pl. VII A.
[2] *Morphologisches Jahrbuch*, t. I, 1876, p. 584-602.
[3] *Studien*, etc., 1876, p. 131-143.
[4] *Icones histologicae*, 1854.
[5] *Archiv für Mikr. Anatomie*, t. IX, 1873, p. 668.

matiques. Deux ans plus tard[1], le même auteur résuma, dans une communication préliminaire, une longue série de recherches, qui furent publiées intégralement l'année suivante[2], et qui, avec un mémoire d'Engelmann[3], paru simultanément, acheva de mettre à néant la théorie de Balbiani. L'apparition de ces deux beaux mémoires, écrits dans la plus complète indépendance l'un de l'autre, représente la date la plus importante dans l'histoire de la sexualité des Ciliés. Il nous faut donc nous y arrêter et en donner une analyse critique aussi exacte que possible. Nous commencerons par celui d'Engelmann, qui est le moins complet et le moins précis.

Engelmann, disciple de Stein, avait, dans ses premières publications, adopté complètement les idées de son maître sur les soi-disant embryons. Dans son nouveau travail, ainsi que nous l'avons déjà dit plus haut, revenu de cette erreur, il la réfute avec une véritable surabondance de preuves. Débarrassé de ce facteur étranger, il suit la conjugaison chez plusieurs espèces, et partout voit le nucleus se diviser en un grand nombre de fragments. Il voit également le micronucleus se diviser une ou deux fois, en revêtant un état fibreux. S'il ne réussit pas à comprendre la véritable signification de cette structure fibrillaire, il lui dénie cependant tout rapport avec celle de spermatozoïde. Après la disjonction des gamètes, il suit la formation et le développement dans leur corps des sphères germinatives de Stein (œufs de Balbiani), et les fait dériver de l'ancien nucleus. Il admet, par pure hypothèse et sans la moindre preuve positive à l'appui, qu'il y a échange entre les deux conjoints d'un des corpuscules micronucléaires fibreux, et que celui-ci agit sur les fragments de l'ancien nucleus de son nouvel hôte comme un élément mâle fécondateur. C'est, suppose-t-il, sous l'influence de cette

[1] *Zeitschr. für Wiss. Zool.*, t. XXV, 1875, p. 426-441.

[2] *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien*, publié dans les mémoires *der Senckenburgischen naturforschenden Gesellschaft*, band X, et tiré à part en 1 volume in-4°. Francfort, 1876.

[3] *Morphologisches Jahrbuch*, t. I, 1876, p. 573-635, pl. XXI et XXII.

fécondation que les fragments se condensent, s'accroissent, se transforment en sphères germinatives, et finalement reconstituent un nouveau noyau. Engelmann ignore totalement d'où peut provenir le nouveau micronucleus.

Si incomplètes et même si erronées que puissent être quelques-unes de ses observations (origine des nouveaux corps nucléaires), il interprète cependant avec beaucoup de sagacité ce qu'il a vu. La conjugaison des Infusoires n'est plus un mode de propagation, mais un simple processus de réorganisation. Cette réorganisation, ce *rajeunissement*, se manifeste surtout dans la destruction et la régénération du nucleus (ce qui est exact), et dans le renouvellement des appendices des Euplotides et des Oxytrichides (ce qui est inexact). Ses idées sur le rôle réciproque du nucleus et du micronucleus sont moins justes, le premier, selon lui, représentant un élément femelle, le second un élément mâle; ce qui ne l'empêche pas de conclure, avec raison, que le nucleus puis le micronucleus sont homologues au noyau cellulaire ordinaire. Comme il n'a pas réussi à s'assurer avec certitude de l'existence du micronucleus chez les Vorticellides, toutes ses considérations sur la sexualité de ce groupe sont entièrement manquées.

Les recherches de Bütschli sont beaucoup plus étendues. La plus belle de ses découvertes est bien certainement sa démonstration inattaquable que les états fibreux du micronucleus et de ses produits répondent à de simples états de division de cet organe. Il suivit ces divisions dans toutes leurs phases et fit voir que ces phases correspondaient exactement à celles que lui et Strasburger venaient de découvrir dans les phénomènes de la karyomitose des noyaux ordinaires. Cette démonstration entraînait par contre-coup celle de la véritable nature du micronucleus, toujours restée douteuse. Il fallait désormais le considérer comme un simple élément nucléaire. Bütschli, comme Engelmann et comme Balbiani et Stein eux-mêmes l'avaient déjà fait, observa les divisions successives du micronucleus et la fragmentation de l'ancien noyau. Mais, plus heureux que ses

prédécesseurs, il put établir et démontrer que les nouveaux corps nucléaires dérivaient des produits du micronucleus et non pas des fragments de l'ancien noyau. Cette nouvelle découverte était presque aussi importante que celle de la mitose [1] du micronucleus. Elle démontrait, en effet, que les phénomènes dits sexuels des Ciliés se résumaient en un processus évolutif d'éléments micronucléaires. La véritable origine du nouveau micronucleus ne fut pas nettement constatée.

Les interprétations de Bütschli sont marquées au cachet de la prudence et de l'esprit exempt de système qu'il apporte dans tous ses travaux. Pour lui, la conjugaison ne conduit à aucun phénomène de propagation. Il le démontre, comme Engelmann l'avait d'ailleurs également fait, en isolant des ex-conjugués et les suivant jusqu'à leur retour à l'état normal.

Le but final de la conjugaison est un rajeunissement, se manifestant plus spécialement par le développement et la réorganisation d'un nouveau noyau. Ce nouveau noyau doit être le résultat d'une fécondation sexuelle, que Bütschli n'a pas plus réussi à voir que ses prédécesseurs, et qui, par conséquent, demeure un des points faibles de sa théorie. Il conçoit hypothétiquement cette fécondation comme un simple échange de corpuscules micronucléaires, sans pouvoir préciser quel est le sort ultérieur de ces corpuscules échangés. Voulant comparer cette fécondation avec celle des animaux supérieurs, Bütschli rapproche et assimile à tort l'élimination de l'ancien noyau des Infusoires avec celle des globules polaires de l'ovule fécondé.

Le dimorphisme des gamètes, chez les Vorticellides, attire tout particulièrement l'attention de Bütschli. Avant lui, la conjugaison de ce groupe avait, comme nous l'avons dit, été étudiée par Stein, puis ensuite par Greeff (1870), et par Everts (1873), mais unique-

[1] Flemming a proposé, pour désigner les phénomènes de la division indirecte du noyau, les termes de *karyomitose* et, par simplification, de *mitose*. Je les emploierai constamment avec ce sens, ainsi que leur adjectif *mitosique* (division mitosique).

ment dans ses phénomènes externes. En 1875, Balbiani [1] observa quelques-uns des phénomènes internes, mais en les expliquant par les idées erronées de sa théorie. Bütschli, dans un appendice à son grand mémoire, publie quelques observations qui lui permettent d'affirmer que la conjugaison se termine encore ici par une simple rénovation nucléaire. Mais il interprète inexactement le rôle réciproque des gamètes, en considérant la macrogamète comme une femelle et la microgamète comme un mâle; tandis qu'au point de vue sexuel, elles sont entièrement équivalentes.

Telle est, dans ses traits généraux, la théorie de Bütschli. Elle constitue un immense progrès sur les travaux antérieurs, et place l'étude de la fécondation des Ciliés sur un terrain solide, dégagé de toutes les fausses hypothèses et interprétations arbitraires qui l'avaient encombrée jusqu'ici. Elle ne fut pas acceptée sans réserves par tout le monde, et des juges compétents [2] lui adressèrent des critiques, les unes justes, les autres inexactes. On pouvait, en effet, se demander si les observations du savant micrographe étaient bien complètes et si, comme nous en aurons la preuve plus tard, il ne lui était pas échappé quelques stades importants dans l'évolution micronucléaire. Ses observations et ses conclusions sur la fécondation manquaient de précision. Le rôle réciproque du nucleus et du micronucleus, ainsi que la véritable différenciation existant entre eux, n'étaient pas suffisamment éclaircis. Sa théorie générale de la sexualité des Ciliés et son rapprochement avec celle des Métazoaires, un peu vague, laissaient place à de nombreux doutes. Enfin ses idées sur le rajeunissement manquaient elles-mêmes de preuves; car la nécessité de ce rajeunissement n'était démontrée par aucune de ses observations. Ce sera l'œuvre de ses successeurs de combler ces lacunes.

Les premiers en date sont Rees (1877), dont je n'ai pu me pro-

[1] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LXXXI, 1875, p. 676.

[2] Dallinger et Drysdale, dans le journal anglais *Nature*, t. XVI, 1877, p. 203 206.

curer le travail, et ensuite G. Entz[1]. Ce dernier auteur a étudié la conjugaison d'une seule espèce, le *Loxophyllum fasciola;* mais ses observations sont très peu exactes. Ses interprétations se rattachent à celles de Bütschli.

Dans une série de leçons, professées, en 1882, au Collège de France[2], Balbiani a fait une histoire critique complète des recherches sur la conjugaison des Ciliés, en y ajoutant quelques observations personnelles. Ces nouvelles observations ne font que répéter celles de Bütschli en les confirmant, et nous apportent assez peu de chose de nouveau, en faits positifs. Éclairé par les travaux de son prédécesseur, Balbiani abandonne toute son ancienne théorie des organes sexuels, et, en ce qui concerne la morphologie de ces organes, adopte complètement les vues du savant allemand. Mais, en revanche, il combat sa théorie du rajeunissement et édifie une seconde théorie sexuelle qui, à l'instar de la première, est toujours un simple décalque des phénomènes sexuels chez les Métazoaires, décalque mis au courant des progrès faits pendant les vingt dernières années. Lui, qui a si énergiquement combattu la théorie embryonnaire de Stein, retrouve des embryons chez les Stentors[3]. La microgamète des Vorticellides représente un spermatozoïde, et la macrogamète, l'élément femelle. Nous avons déjà vu combien cette manière de voir, émise antérieurement par Engelmann et Bütschli, est inexacte, puisqu'elle ne repose que sur de fausses analogies extérieures. Empruntant à Hertwig une autre idée, tout aussi inexacte, il considère le nucleus comme un noyau femelle permanent et le micronucleus comme un noyau mâle ou noyau spermatique. Les Infusoires ciliés sont donc des cellules hermaphrodites, contenant un noyau mâle et un noyau femelle, vivant côte à côte

[1] *Ueber einige Infusorien des Salzteiches zu Szamosfalva*, p. 8, pl. VIII, fig. 3-6.

[2] *Journal de micrographie*, 1882.

[3] Ces prétendus embryons n'ont rien de commun avec les Stentors et appartiennent au nouveau genre Lieberkuehnia créé par Bütschli (*Protozoa*, p. 1731, pl. LXIX, fig. 5).

sans jamais s'unir et se confondre. La fécondation s'effectue par l'échange d'un corpuscule micronucléaire, échange qu'il suppose simplement, ne l'ayant pas observé directement. Balbiani ignore comment ce corpuscule échangé, ce pronucleus mâle, une fois arrivé dans son nouvel hôte, achève de jouer son rôle fécondateur. Enfin le résultat final de cet échafaudage compliqué d'hypothèses, basées sur des analogies presque toutes erronées, consiste simplement à déterminer chez les ex-conjugués une surexcitation de la faculté fissipare, surexcitation que Engelmann et Bütschli avaient également admise, mais à tort, comme je l'ai démontré dans un travail antérieur [1], et comme nous le verrons dans la suite de celui-ci. Le nouvel essai d'explication de Balbiani n'est donc pas beaucoup plus heureux que le précédent, et le savant professeur du Collège de France se méprenait complètement, lorsqu'il croyait [2] avoir ainsi élucidé les parties obscures et incomplètes de la théorie de Bütschli. Loin d'être un progrès, sa nouvelle théorie est un recul dans le domaine des hypothèses arbitraires et stériles.

Après Balbiani, nous trouvons une courte note de Jickeli [3], qui affirme avoir observé nettement l'échange des pronucleus mâles chez le *Paramecium caudatum*. Il est possible que son affirmation soit exacte, mais, comme son travail n'est pas accompagné de figures, il peut se faire également qu'il ait simplement vu des états semblables à ceux signalés et figurés par Balbiani et Bütschli, et bien insuffisants pour démontrer le mouvement d'échange des pronucleus.

Cette preuve était en effet si peu établie que, deux ans plus tard, Gruber [4], faisant une étude de la conjugaison de la même espèce, nie formellement cet échange, en s'appuyant sur de nombreuses figures. Mais je dois ajouter de suite que Jickeli avait raison contre Gruber, cet échange ayant bien lieu, comme nous le démontrerons

[1] *Archives de zoologie*, 1888, t. VI, p. 254.
[2] *Zoologischer Anzeiger*, t. VI, 1883, p. 192.
[3] *Id.*, t. VII, 1884, p. 494.
[4] *Berichte der naturfor. Gesellschaft zu Freiburg. i. B*, t. II, 1886, p. 7-24, pl. I et II.

plus loin. Gruber a été victime d'images défectueuses, obtenues par un mauvais procédé de préparation. Selon lui, quatre corpuscules micronucléaires viennent deux à deux et successivement s'affronter dans l'ouverture buccale, se copulent, sans se mélanger complètement, puis se séparent, pour rentrer dans le corps de leur gamète mère. La fécondation se réduit donc à un simple acte de contact entre des noyaux. Gruber affirme bien qu'il y a échange de substance entre ces noyaux, mais tout ce qu'il décrit s'y oppose. Pour le reste de la conjugaison, Gruber en suit à peu près exactement les phases dans le cadre tracé par Bütschli et Balbiani. Inutile d'analyser et de discuter les considérations générales que le savant allemand échafaude sur des observations aussi incomplètes et aussi inexactes.

La même année Ludwig Plate[1] publie un travail assez intéressant sur la *Spirochona gemmipara*, ce type aberrant si curieux. Les phénomènes externes de la conjugaison y sont décrits avec beaucoup de soin et démontrent ce fait très intéressant que, chez cet Infusoire, une des gamètes joue, par rapport à l'autre, un véritable rôle de microgamète, en se fusionnant totalement avec elle, bien qu'auparavant rien, dans son apparence extérieure, ne semblât l'y prédestiner. Cette observation nous prouve que la réduction de taille des microgamètes des Vorticellides n'est qu'un phénomène accessoire, sans relation essentielle avec la conjugaison. Malheureusement, les observations de Plate sur les phénomènes internes sont des plus incomplètes, et le peu qu'il nous en fait connaître me paraît fort improbable. Je ne m'arrêterai donc pas à discuter ses longues théories, basées sur des faits aussi douteux.

Passons maintenant à l'examen de deux petits mémoires de Schneider[2], le premier sur la conjugaison de l'*Anoplophrya circulans*, le second sur quelques individus ex-conjugués du *Nyctotherus cordiformis*. La conjugaison du premier Infusoire nous est présentée sous une forme si différente de celle que nous connaissons partout

[1] *Zeit. fur Wiss. Zoologie*, t. XLIII, 1886, p. 203 et 215, pl. VII.
[2] *Tablettes zoologiques*, t. I, 1886, p. 78 et 84, pl. XV-XVII et XXI-XXII.

ailleurs, que je ne puis m'empêcher de suspecter l'exactitude des observations. Schneider fait diviser deux fois le micronucleus, puis ignore le rôle joué par les quatre corpuscules résultant de cette double division; quant aux nucleus, loin de se désorganiser, comme chez les autres Infusoires, ils se rapprochent l'un de l'autre, finissent par passer de part et d'autre par moitié dans la gamète opposée, puis se coupent en deux, et chacune des gamètes, à la disjonction, emporte avec elle deux moitiés, dont l'une lui appartient, l'autre venant de son conjoint. Que deviennent ces deux moitiés nucléaires et comment se reconstitue le nouveau noyau de rajeunissement? L'auteur ne sait pas nous le dire. Ses figures, fort nombreuses, me font croire qu'il a confondu les états de fragmentation et de désorganisation de l'ancien noyau avec les phases d'accroissement des nouveaux corps nucléaires. C'est ainsi, par exemple, que j'interpréterais sa figure 19, planche XVII, dans laquelle je verrais deux gros fragments, deux nouveaux corps nucléaires moins volumineux et plus pâles, et deux micronucleus encore plus petits.

Il ne nous reste plus à signaler qu'un nouveau et tout récent travail de Plate [1], dans lequel il a étudié la conjugaison de deux *Lagenophrys*, du *Paramecium putrinum* (*caudatum*), d'un *Epistylis* et du *Stylocometes digitata*. Ses observations sont des plus incomplètes et des plus défectueuses. L'évolution micronucléaire n'a été suivie chez aucune espèce, et chez quelques-unes même il en nie l'existence. Pour lui, il n'y a aucun échange d'élément nucléaire entre les conjoints. Ses idées sur la fécondation sont confuses, et il semble admettre qu'elle consiste en une diffusion de chromatine dans le cytoplasme. Le nouveau noyau de rajeunissement dérive tantôt d'une cristallisation de substance nucléaire diffuse, tantôt d'un produit du micronucleus antécédent, tantôt enfin de fragments de l'ancien macronucleus. Ses conclusions générales sont à l'avenant de ses observations. La conjugaison est un phénomène très variable dans ses

[1] *Zoologischer Jahrbücher*, t. III, 1888.

processus. Ne connaissant rien, ou à peu près rien, des phénomènes internes essentiels ; il s'efforce de démontrer cette variabilité, en décrivant les formes diverses des phénomènes externes qui, eux, sont en effet assez variables, mais d'importance tout à fait accessoire. Pour lui, la conjugaison des Ciliés est un phénomène très différent et éloigné de la fécondation sexuelle des Métazoaires. Mais, en retour, il assimile à cette dernière les copulations, avec fusion totale de gamètes, observées autrefois par Engelmann[1] sur des stylonichies et par lui, récemment, sur des Paramécies. A mon avis, le véritable sens de ces copulations, toujours fort rares, est encore très douteux.

Arrivé au terme de cette esquisse historique[2], je dois encore citer les notes préliminaires publiées par moi[3] depuis deux ans, et dans lesquelles j'ai résumé les résultats les plus importants de mes recherches, à mesure que je les obtenais. C'est à les développer et à en démontrer les détails que va être consacré le mémoire actuel.

Si nous résumons les pages précédentes, nous voyons qu'aujourd'hui presque tout le monde est d'accord pour considérer la conjugaison des Ciliés comme un accouplement sexuel. Mais lorsqu'on demande en quoi consistent les phénomènes intimes de cet accouplement, on obtient presque autant de réponses que d'auteurs. Le même observateur décrit les phases de l'évolution fécondatrice de façons différentes, suivant les espèces dont il s'occupe. L'organe essentiel de la conjugaison n'est pas encore reconnu avec une précision suffisante et la fécondation, entrevue ou supposée, prend les

[1] *Zeit. f. Wiss. Zool.*, t. XXI, 1862, p. 354, pl. XXVIII, fig. 12-14 ; p. 357, pl. XXIX, fig. 4-6 et p. 366.

[2] Le manuscrit, complètement achevé de ce mémoire, était remis entre les mains de l'éditeur quelque temps avant l'apparition du fascicule des *Protozoa* de Butschli, contenant le chapitre sur la conjugaison des Ciliés. Je n'ai donc pu utiliser ce dernier pour ma rédaction. Mais je ne saurais trop engager mes lecteurs à lire cet exposé si savant et si complet. Ils y trouveront une abondance de renseignements, dont je regrette vivement de ne pas avoir pu profiter moi-même, plus tôt.

[3] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 1886, t. CII, p. 1569 ; t. CIII, p. 482 ; 1887, t. CV, p. 175, 356 et 955 ; 1888, t. CVI, p. 1607.

formes les plus diverses, suivant chaque auteur et même suivant les espèces. Personne ne considère plus ces phénomènes comme aboutissant à une propagation, et, cependant, par je ne sais quelle incohérence d'idées, on voit encore reparaître sous la plume de certains auteurs les termes de reproduction et de génération. On n'est donc pas complètement d'accord sur le but final de ces phénomènes, et les savants qui défendent la théorie la plus exacte, ou celle du rajeunissement, n'ont pas su donner une explication suffisante de la nécessité de ce rajeunissement, laissant ainsi fort indécise sa profonde signification physiologique. Si l'on veut bien m'accorder que j'ai réussi à combler quelques-unes de ces lacunes et à éclaircir certaines de ces obscurités, ce sera pour moi la meilleure récompense des longues heures de labeur, que ce travail m'a coûté.

II. MÉTHODE DE RECHERCHE.

Tous les auteurs qui se sont occupés avec suite de recherches sur la conjugaison des Ciliés sont unanimes à se plaindre de la rareté de cet état d'accouplement, et, par suite, de la difficulté de se procurer des matériaux suffisants. Balbiani, Stein, Bütschli reviennent fréquemment sur cette difficulté et la présentent à leurs lecteurs comme la meilleure excuse de l'état incomplet et fragmentaire de leurs travaux. Cette excuse est, en effet, des plus légitimes, car je ne crois pas qu'il existe, en biologie, de phénomènes où le grand nombre de sujets à observer soit de nécessité plus absolue, pour y arriver à une élucidation parfaite. Vouloir étudier une conjugaison de Ciliés avec un petit nombre de couples est, comme nous le verrons plus loin, chose matériellement impossible.

La première préoccupation, dans cet ordre d'études, doit donc être de se procurer des accouplements à volonté et en très grand nombre. Se fier au hasard pour les obtenir est s'exposer à de grandes déceptions et à des pertes de temps non moins grandes. Heureusement qu'en procédant convenablement, on peut échapper à ces

inconvénients. Pendant deux années entières, j'ai travaillé à recueillir les observations, dont les résultats sont contenus dans le présent travail ; pendant ces deux années, je me suis procuré des accouplements de Ciliés en si grande abondance, que j'en ai été constamment débordé. Malgré un travail incessant, j'ai toujours eu une surabondance de couples préparés, attendant souvent plusieurs semaines leur tour de passer à l'examen microscopique. Voici comment il faut procéder.

On recueille, dans les eaux stagnantes, des algues, des conferves, mélangées de débris de feuilles mortes et autres détritus végétaux. Ces matières sont déposées dans des cuvettes, avec une quantité d'eau proportionnée de façon qu'elles forment macération, et qu'une fermentation putride s'y déclare. Il faut avoir soin de recouvrir les cuvettes d'une lame de verre, pour éviter l'évaporation et les poussières. La fermentation putride se manifeste plus ou moins rapidement suivant la température [1]. Les quelques Ciliés contenus dans cette eau, trouvant alors une abondante nourriture de Bactériacées, se multiplient en très grand nombre. Lorsqu'ils pullulent ainsi, on les enlève avec une goutte d'eau et les dispose en préparations sur porte-objet, telles que je les ai décrites dans mon travail sur *la multiplication des Ciliés* [2]. Ces préparations sont mises en chambre humide. Les Infusoires continuent à s'y accroître et s'y multiplier; mais, vu leur grand nombre, ils ne tardent pas à épuiser la

[1] Les pays chauds, comme l'Algérie, où je travaille, sont beaucoup plus favorables à ces recherches que les pays tempérés et froids. C'est en grande partie grâce à cet avantage que j'ai pu, en un laps de temps relativement court, réunir une masse d'observations beaucoup plus considérable que mes devanciers. Dans mon cabinet de travail, le thermomètre ne descend jamais au-dessous de 13 degrés, et, en été, atteint le maximum de 28 degrés. Cette température moyenne de 20 à 22 degrés est des plus favorables au développement des Ciliés. Dans les pays froids, on pourrait se procurer le même avantage, en tenant les Infusoires dans des étuves à chaleur constante.

[2] *Archives de zoologie*, t. VI, 1888, p. 180. — Je renvoie ici une fois pour toutes à ce travail, dans lequel on trouvera, détaillées, les méthodes de culture et d'isolement que j'ai suivies.

nourriture transportée avec eux dans la goutte d'eau. Quand les derniers restes d'aliments ont disparu, on les voit alors, la plupart du temps, se rechercher et s'accoupler.

J'ai dit la plupart du temps, car il peut arriver parfois qu'il ne se forme aucune conjugaison. Dans ce cas on recommencera pendant deux ou trois jours successifs des préparations tirées de la même cuvette, et si elles continuent à demeurer stériles, il faudra alors abandonner cette culture. En tenant simultanément ainsi en culture trois ou quatre cuvettes, garnies avec des eaux et des débris pris en des endroits divers, on sera toujours certain d'en trouver au moins une féconde en conjugaisons.

Cette fécondité, après une abondante multiplication des Infusoires, finit toujours par s'épuiser. La nourriture s'épuisant elle-même, les Infusoires deviennent de plus en plus rares. Il faut donc profiter des périodes d'abondance pour multiplier les préparations en chambre humide, et se procurer ainsi de nombreux accouplements. On réussit encore assez souvent à raviver une culture épuisée, en y jetant quelques petits débris de mie de pain. Leur présence détermine un nouveau développement de Bactériacées, et, par suite, une nouvelle multiplication d'Infusoires, avec lesquels on obtient une seconde période de conjugaisons.

Cette méthode est, on le voit, basée sur un fait d'observation, qui peut se formuler ainsi : les Ciliés, le plus ordinairement, s'accouplent après une abondante multiplication, suivie d'un épuisement de leurs aliments. C'est la disette de nourriture qui excite chez eux les appétits conjugaux. Les épidémies de conjugaison, dont parlent les auteurs, ne s'expliquent pas autrement. Je n'insiste pas ici plus longuement sur ce fait, dont j'ai vérifié l'exactitude maintes et maintes fois. Nous y reviendrons d'ailleurs, en le précisant plus rigoureusement, lorsque nous essaierons, au chapitre XIX, de déterminer exactement toutes les conditions physiologiques de la conjugaison. Dans la méthode d'isolement de groupes d'Infusoires sur des préparations tenues en chambre humide préconisée ici, on ne fait que multiplier

et faire apparaître successivement les conditions d'épidémie conjugante, qui se seraient développées en une seule fois dans les vases de culture.

Quand il s'agit d'espèces rares, ne se multipliant pas en grand nombre dans les petits aquariums, on peut isoler deux progéniteurs, pris à des sources différentes, les faire multiplier sur des préparations tenues en chambre humide, puis effectuer des mélanges de leurs descendants. C'est par cette méthode que j'ai obtenu de nombreux accouplements d'*Onychodromus grandis* et de *Leucophrys patula*. Aux chapitres concernant la conjugaison de ces deux espèces, on trouvera des détails plus circonstanciés sur ce procédé.

L'isolement de groupes d'Infusoires, en préparations sur porte-objet, offre encore un précieux avantage. On peut, en effet, les examiner fréquemment au microscope et saisir les premiers accouplements dès leur début. Un premier fait important qu'on y remarque, c'est que, chez beaucoup d'espèces, les unions s'effectuent surtout vers la fin de la nuit et pendant les premières heures de la matinée. Cette règle n'est pas absolue, mais elle a cependant une très grande généralité. Il en ressort immédiatement une méthode pratique, d'une très grande utilité, pour se procurer tous les stades de la conjugaison, sur des préparations tuées et préparées avec les réactifs. Il suffit, en effet, d'avoir soin d'effectuer une série de ces préparations, en les espaçant à des heures successives, choisies suivant la durée de la conjugaison de l'espèce étudiée. Prenons comme exemple le *Paramecium caudatum*, se conjuguant par les longues journées du mois d'août, avec une température de 24 à 25 degrés centigrades. Dans ces conditions, la période conjuguée durera de douze à quatorze heures. Elle commencera le plus généralement entre quatre et six heures du matin. Jusque vers dix heures, on ne rencontrera que des couples au stade A, ce stade de début prenant à lui seul presque la moitié de la période unie. La disjonction de cette espèce s'effectue pendant le stade F. Il en résulte que les stades intercalaires B, C, D, E durent chacun une bonne heure et demie.

Rien n'est donc plus aisé que de calculer le moment de la journée, pendant lequel on aura le plus de chance de rencontrer un quelconque de ces stades.

Quand on aborde l'étude de la conjugaison d'une nouvelle espèce, la première chose à déterminer est la durée de la période conjuguée, avec la température courante. Cette détermination est des plus aisées avec la méthode décrite ici ; puisqu'il suffit d'extraire un ou plusieurs couples observés au début de leur union et de les isoler, en les surveillant ensuite, pour saisir le moment de leur disjonction. Cette première donnée acquise servira à préciser la suite des recherches. Nous avons vu, en effet, avec le *Paramecium caudatum*, que le stade A absorbe à lui seul plus d'un tiers de la durée totale de la syzygie, et que, pour trouver l'heure des stades suivants, il faut diviser le reste de cette durée par les nombres cinq ou six, suivant que la disjonction s'effectue au stade F ou au stade G. Comme nous le verrons dans la suite de ce travail, cette durée totale varie considérablement, suivant les espèces et suivant la température, chez la même espèce.

L'isolement de couples et d'individus est indispensable dans ces recherches, surtout pour l'étude des phénomènes postérieurs à la disjonction. On ne conçoit même pas qu'on ait pu espérer mener à bonne fin cette étude, sans recourir à ce procédé. Aussi les critiques que Bütschli [1] adresse à Stein à ce sujet sont-elles des mieux justifiées. Malgré le temps considérable que Stein consacra à étudier la conjugaison des Ciliés, il ne lui vint jamais à l'idée d'isoler des couples. L'oubli de cette méthode est en bonne partie la cause de ses nombreuses erreurs. Balbiani, le premier, isola des couples, mais sans en tirer grand profit. Engelmann suivit son exemple et Bütschli préconisa énergiquement cette méthode, qu'il a largement pratiquée. Il n'en a cependant pas encore tiré tout le parti possible, n'ayant pas su trouver une nourriture appropriée à chaque espèce,

[1] *Studien*, etc., 1876, p. 60.

et n'ayant, par conséquent, pas réussi à cultiver et faire développer tous ses infusoires isolés.

J'ai fait connaître ailleurs les procédés[1] d'isolement et de culture suivis par moi. Je n'y reviendrai donc pas ici. J'ajouterai seulement que, pour l'étude de la conjugaison, chaque couple doit être isolé à part. Cet isolement absolu seul permet, dans nombre de cas et pour une foule de questions, d'obtenir des résultats et des observations d'une certitude parfaite. On peut, par exemple, tuer les deux ex-conjugués d'un même couple à des moments différents et suivre ainsi, avec une précision rigoureuse, l'évolution successive des phénomènes. On devra aussi, pour la solution de certains problèmes, isoler à part les deux ex-conjugués d'un même couple. L'isolement et la culture des isolés constituent donc des pratiques indispensables à l'observateur, qui veut étudier les phénomènes de la fécondation chez les Ciliés.

Bütschli recommande l'observation sur le vivant, pratiquée avec des Infusoires légèrement comprimés. Je n'ai jamais usé de ce procédé, et je ne le crois d'ailleurs que d'une faible utilité. On ne peut, en effet, espérer suivre, sur le vivant, l'évolution si complexe et si délicate de l'appareil micronucléaire. Il est beaucoup plus simple et plus sûr de préparer des couples tués à des heures successives de la période de conjugaison. D'ailleurs, Bütschli avoue lui-même que la compression sur le vivant ne réussit qu'assez difficilement et sur de rares espèces.

L'étude des phénomènes internes doit donc être faite sur des couples tués et fixés à l'aide de réactifs convenables. Je n'entrerai pas ici dans une discussion sur le fort et le faible des nombreux réactifs fixateurs, dont l'arsenal de micrographie s'est enrichi dans ces dernières années. Je les ai essayés presque tous et, finalement, je me suis arrêté au bichlorure de mercure, qui avait déjà été employé avec succès, dans le même but, par Kœlliker, dès 1864.[2] Le sublimé,

[1] *Loc. cit.*

[2] *Icones histologicae*, 1re partie, p. 77 et pl. II.

dilué à 1 pour 100, est, à mon avis, le fixateur par excellence de l'appareil nucléaire et de ses produits, chez les Ciliés. Aucun des autres réactifs ne m'a donné des images aussi parfaites et aussi nettes. Sa supériorité consiste surtout dans la différence considérable de réfringence qu'il donne aux éléments nucléaires les plus fins, par rapport au cytoplasme ambiant, et en même temps, dans la fidélité avec laquelle il fixe et conserve leurs structures les plus délicates. Je ne crois pas que, sans lui, j'eusse jamais réussi à suivre sans lacunes l'évolution micronucléaire de certaines petites espèces, et surtout celle des Vorticellides. Un dernier avantage de ce réactif est que les noyaux fixés par lui conservent entièrement toute leur électivité pour les matières colorantes, et se colorent admirablement avec toutes les teintures nucléaires recommandées jusqu'ici.

Pour obtenir de bonnes images, il est nécessaire que le réactif agisse le plus rapidement possible et que les Infusoires, une fois tués, n'aient plus à subir aucun changement dans leur position et l'état de compression, où ils ont été saisis. Ces deux conditions, quel que soit le réactif fixateur employé, sont rigoureusement nécessaires. C'est faute de les avoir remplies, qu'un observateur de l'habileté de Gruber a pu être trompé par des images aussi défectueuses que la plupart de celles publiées par lui, dans son travail sur la conjugaison du *Paramecium aurelia* (*caudatum*)[1]. Ses figures 8 à 14 représentent des déformations causées, par la mauvaise méthode de fixation employée.

Voici comment je procède pour faire mes préparations. Les Infusoires, enlevés à l'aide d'une pipette, sont déposés dans leur goutte d'eau au milieu d'un porte-objet. La goutte est un peu étalée, et, sur son pourtour, je dispose de petites calles, formées de poils fins, d'une épaisseur en rapport avec le volume de l'espèce étudiée. Les Infusoires doivent être, en effet, assez comprimés, mais pas écrasés.

[1] Der Conjugations process bei *Paramecium aurelia* (*Berichte der Naturf. Ges. zu Freiburg i. B.*, t. II, 1886).

A l'aide d'une pince fine, je laisse alors tomber doucement le couvre-objet sur la goutte d'eau, et, le plus rapidement possible, je dépose le réactif sur un des côtés de la préparation, puis l'aspire par le côté opposé, à l'aide d'un morceau de papier buvard. Dans cette dernière manœuvre, il faut avoir bien soin de ne causer aucun ébranlement ou déplacement au couvre-objet.

Au début de mes recherches, je colorais les Infusoires, ainsi fixés, à l'aide du picrocarmin et les enfermais ensuite dans le baume du Canada. Plus tard, je reconnus que ce milieu donnait une trop grande transparence à certaines structures délicates et en rendait l'observation difficile et même impossible. Je renonçai donc au baume du Canada et éclaircis mes préparations avec la glycérine. Celle-ci est, en effet, bien supérieure au baume pour rendre distinctes et perceptibles les fines structures. Plus tard, enfin, je remplaçai le picrocarmin lui-même par le vert de méthyle dans l'acide acétique à 2 pour 100, employé, bien entendu, après fixation par le sublimé. Le vert de méthyle acidulé est d'un emploi plus rapide et tout aussi sûr que le picrocarmin. Je possède des préparations ainsi faites il y a près de deux ans, et sur lesquelles on peut encore aujourd'hui étudier les détails les plus délicats, aussi sûrement que les premiers jours.

Le micronucleus, chez beaucoup de petites espèces, contient fort peu de parties colorables. On doit éviter l'emploi des teintures colorantes avec ces espèces, et se contenter de les éclaircir avec la glycérine. En les traitant par les teintures, les fragments du noyau primitif, fortement colorés, masquent les éléments micronucléaires à peine teintés. Cette observation s'applique tout particulièrement aux Vorticellides, dont il serait à peu près impossible de suivre une conjugaison sur des préparations colorées.

Une dernière recommandation. Il est parfaitement inutile d'essayer l'étude d'une conjugaison, si on ne possède pas un puissant objectif à immersion homogène. Mes recherches ont été faites avec un dix-huitième de pouce de la maison Bezu-Hausser, dont je ne puis

que louer les grandes qualités optiques. Avec des grossissements plus faibles, il serait impossible de suivre, même chez les espèces les plus favorables, tous les détails et tous les stades de l'évolution micronucléaire. Il faut encore illuminer son microscope avec un bon appareil d'éclairage. Celui de Dujardin perfectionné, tel que les constructeurs parisiens le vendent depuis de longues années déjà, est très suffisant.

III. DESCRIPTION DE LA CONJUGAISON CHEZ LES DIVERSES ESPÈCES.

Le phénomène principal de la conjugaison, le seul même que l'on puisse considérer comme essentiel, est l'évolution que traversent le micronucleus et ses produits. C'est donc à bien connaître et décrire cette évolution que nous devons surtout nous appliquer. Elle se compose d'une série de développements et de divisions assez complexes, et dont la succession peut, au premier abord, sembler un peu difficile à suivre. Afin d'aplanir cette difficulté, j'emploierai, simultanément avec les figures des planches, des schémas synthétisant d'une façon claire et simple l'ensemble de cette évolution.

Ces schémas se composent de points blancs et noirs, et d'un système de lignes les reliant entre eux. Les points blancs indiquent les corpuscules micronucléaires destinés à disparaître par résorption, les noirs, ceux qui persistent et continuent à évoluer, les gros points noirs enfin, ceux qui se transforment en nucleus. Les lignes reliant entre eux tous ces points marquent la filiation réciproque des corpuscules.

Dans l'ensemble de cette évolution on peut distinguer huit stades principaux, que j'ai désignés par les huit premières lettres de l'alphabet. Le premier stade, ou stade A, correspond à un accroissement du micronucleus. J'ai figuré, sur les schémas, cet accroissement par deux lignes légèrement divergentes aboutissant à un point noir un peu plus volumineux. Les trois stades qui viennent ensuite, B, C, D, sont des stades de division du micronucleus et de ses pro-

duits. Le cinquième stade, E, correspond à l'échange et à la copulation des pronucleus. Les stades F et G sont de nouveau des stades de division du nucleus de copulation. Enfin le dernier stade H répond à la période de reconstitution du nucleus et du micronucleus des ex-conjugués, et se termine par la première bipartition fissipare de ces derniers.

On peut encore pousser plus loin l'analyse schématique de cette évolution et distinguer, dans chacun des huit grands stades primaires, des phases secondaires successives. En effet, le micronucleus et ses produits, pendant les cinq stades de division, traversent une série de formes, parmi lesquelles il est facile d'en séparer cinq principales, caractéristiques chacune d'une phase secondaire. Tout le monde est d'accord aujourd'hui, pour considérer ces états successifs du micronucleus en division, comme répondant aux phases de la karyomitose, telle que les derniers travaux des cytologistes nous l'ont fait connaître. Poursuivant un autre but, je n'ai pas fait de recherches spéciales et précises pour vérifier cette concordance. Je ne l'en crois pas moins parfaitement certaine. Aussi me suis-je efforcé de faire marcher mes phases secondaires de la conjugaison parallèlement avec les phases principales de la mitose.

Dans la première phase, les corpuscules micronucléaires apparaissent sous la forme de petites sphères (pl. IX, fig. 14; XVIII, fig. 18; XIX, f. 2 *e* et 3 *e*), à texture d'une extrême finesse, se colorant uniformément et fort peu par les teintures. La fine texture fondamentale, chez beaucoup d'espèces, se traduit seulement sous l'aspect d'un pointillé extrêmement ténu. Mais, chez d'autres espèces, on entrevoit un enchevêtrement de filaments délicats, dont les mille replis s'emmêlent et se pelotonnent sur eux-mêmes. Cet état correspond évidemment à la phase pelotonnée, ou le *spirem* de Flemming. — Dans la phase suivante, le micronucleus prend la forme d'un fuseau gros et court (pl. IX, fig. 9; XVIII, fig. 19; XIX, fig. 4 *e*), composé de bâtonnets assez nombreux, disposés longitudinalement. Ces bâtonnets sont relativement épais et leur substance se colore assez vivement par les

teintures. Ils occupent toute l'étendue du fuseau, sans que cependant chacun d'eux paraisse se prolonger d'une extrémité à l'autre. Nous avons ici la phase rayonnante, ou l'*aster* de Flemming. — Le fuseau micronucléaire s'allonge (pl. IX, fig. 10; XVIII, fig. 10 et 11), les bâtonnets de chromatine se raccourcissent, en se condensant dans la région équatoriale. Leur propriété absorbante des teintures est devenue encore plus énergique. Les extrémités polaires du fuseau sont occupées par de fins filaments, ne se colorant jamais. Sous cette troisième forme nous reconnaissons immédiatement la phase de la plaque équatoriale, ou *métakinèse* de Flemming. — Dans la quatrième phase, les éléments chromatiques de la plaque équatoriale se divisent en deux groupes, qui s'écartent l'un de l'autre, en se dirigeant vers les pôles (pl. IX, fig. 11 ; XVIII, fig. 12 et 13; XIX, fig. 5 *e*, 6 *e*). Ils sont reliés les uns aux autres par des filaments connectifs incolores. L'ensemble de la figure continue à s'allonger dans le sens des pôles. Cette phase correspond à la forme étoilée des noyaux filles, ou *dyaster* de Flemming. — Enfin, dans la cinquième et dernière phase (pl. IX, fig. 12-14; XVIII, fig. 14-16; XIX, fig. 7 *e*, 8 *e*), la figure totale continue son élongation, en écartant de plus en plus l'un de l'autre les deux groupes d'éléments chromatiques. Ceux-ci prennent des formes sinueuses et s'enchevêtrent les uns dans les autres, en se tassant de plus en plus. Ils se colorent très vivement par les teintures. Leurs deux groupes sont toujours reliés par des filaments connectifs incolores, qui tantôt s'étranglent au milieu, tantôt, au contraire, sont enveloppés dans un gros boyau connectif, renflé dans sa région moyenne. Ces filaments et ce boyau connectifs finissent par disparaître par résorption dans le cytoplasme ambiant, et les deux noyaux filles deviennent complètement indépendants l'un de l'autre. Cette cinquième phase répond à la forme pelotonnée des noyaux filles, ou *dispirem* de Flemming.

En prenant le numéro d'ordre de ces phases et le plaçant en exposant en tête des lettres indicatrices des stades primaires, on peut faire connaître avec la précision la plus rigoureuse le point

exact de l'évolution d'une conjugaison. Si, par exemple, parlant de deux couples, on dit que l'un est en C^2 et le second en F^4, cela signifiera que le premier est au stade C, avec les produits micronucléaires à l'état d'aster, et le second au stade F avec le nouveau nucleus mixte à l'état de dyaster.

On peut également distinguer des phases assez nettement séparées dans les trois autres grands stades primaires. Je les divise en quatre phases, toujours basées sur l'évolution du micronucleus et de ses produits. Dans le stade A, ou stade d'accroissement, la première phase (pl. IX, fig. 1; XII, fig. 1; XIV, f. 1; XV, fig. 39) est caractérisée par le micronucleus à l'état de repos, sous sa forme ordinaire.— Pendant la seconde phase il se gonfle sans changer beaucoup de forme (pl. IX, fig. 2; XII, fig. 2; XIV, fig. 2; XV, fig. 40-41; XIII, fig. 4-5). — La troisième phase correspond à un nouvel accroissement de volume, accompagné de changements de forme très marqués et très différents, suivant les espèces (pl. IX, fig. 3-6; XII, fig. 3-5; XIII, fig. 1 *a*, fig. 2 *a*; XIV, fig. 3-5; XV, fig. 42-44; XVI, fig. 31; XVIII; fig. 6-8; XXII, fig. 3, 4 *b*, 5 *b*).— Enfin, dans la quatrième phase, le micronucleus diminue de volume, se condense pour ainsi dire et se prépare à passer dans le stade de division B (pl. IX, fig. 7-8; XIII, fig. 3 *a*, 4 *a*; XIV, fig. 6; XV, fig. 45; XVIII, fig. 10).

Dans le stade E, ou stade de copulation nucléaire, on voit, à la première phase, les deux pronucleus mâles placés près du point où s'opérera leur échange (pl. X, fig. 28-30; XII, fig. 14; XV, fig. 53; XVI, fig. 36; XVII, fig. 5; XVIII, fig. 25; XX, fig. 18-19). — A la seconde phase, l'échange est fait, et ils ont pénétré dans le corps de leur nouvel hôte (pl. X, fig. 31; XII, fig. 15; XIV, fig. 9 et 15 *d*; XV, fig. 54; XVI, fig. 37; XVIII, fig. 26). — Pendant la troisième phase ils arrivent en contact avec les pronucleus femelles (pl. X, fig. 32-33; XII, fig. 16; XV, fig. 55; XVII, fig. 6; XVIII, fig. 26). — Enfin, avec la quatrième phase, leur copulation et fusion s'accomplissent (pl. X, fig. 34; XIV, fig. 10; XV, fig. 56; XVI, fig. 38; XVII, fig. 7; XVIII, 27-28).

Dans le stade H, ou stade de reconstitution, à la première phase,

les nouveaux corps nucléaires de rajeunissement sont représentés par de petits corpuscules tous semblables, dans lesquels on ne distingue pas encore de différenciation en nucleus proprement dit et micronucleus (pl. XI, fig. 44-45; XIII, fig. 23; XV, fig. 60; XXII, fig. 23). — A la seconde phase, cette différenciation est accomplie; mais les nouveaux nucleus sont encore petits (pl. XI, fig. 46; XIII, fig. 24; XIV, fig. 19-20; XV, fig. 61; XXII, fig. 24-25; XXIII, fig. 38). — Pendant la troisième phase, les nucleus se sont très accrus; mais se colorent peu ou pas du tout par les teintures (pl. XI, fig. 47-48; XIII, fig. 25; XIV, fig. 15; XV, fig. 62; XXII, fig. 26). — Enfin, la quatrième phase est caractérisée par un nouvel accroissement des nucléus, qui absorbent avidement les teintures. Les ex-conjugués sont prêts à exécuter leur première bipartition fissipare (pl. XI, fig. 49-50; XIII, fig. 26-27; XIV, fig. 23-24; XV, fig. 65-66; XXII, fig. 29).

Toutes ces phases constituent donc trente-sept étapes de l'évolution fécondatrice, dans le cadre desquelles tout fait, bien observé, doit toujours venir se classer. A première vue, le nombre de ces divisions pourra sembler exagéré et sans utilité. Mais on verra plus loin combien leur distinction facilite l'exposé des observations, et surtout combien elle rend simples et claires l'appréciation et la critique des travaux des autres auteurs. Il suffira, par exemple, de dire que les stades A^2, $C^{1'3}$, F^2, G^4, H^2 ont été constatés, pour que l'on voie immédiatement en quoi se résument les observations d'un travail donné.

Maintenant que nous tenons ce fil conducteur, nous pouvons passer avec sécurité à la description détaillée des observations spéciales. Nous commencerons par la conjugaison du *Paramecium caudatum*, première espèce chez laquelle j'aie réussi à suivre toute une fécondation, sans la moindre lacune.

IV. PARAMECIUM CAUDATUM [1].

Pl. IX à XII, fig. 1-64.

Cet Infusoire est un des Ciliés les plus favorables à l'étude de l'évolution fécondatrice. On en obtient sans peine de grandes multiplications dans les petits aquariums de chambre et, en outre, il se cultive aisément sur porte-objet. Son micronucleus est un des plus volumineux connus, et, par conséquent, lui et ses produits se prêtent très bien à l'examen microscopique. J'ai étudié sa conjugaison à l'aide de préparations fixées par le sublimé, colorées par le vert de méthyle acidulé et éclaircies dans la glycérine. Ces préparations se sont bien conservées et après une année et demie de durée sont encore très propres à l'étude.

Je me suis procuré des accouplements en aussi grand nombre que j'en ai eu besoin, en suivant la méthode décrite plus haut. Au mois d'août 1886 j'avais obtenu, dans un de mes petits aquariums, une multiplication extrêmement abondante de cette espèce. Tous les jours j'en ai extrait des groupes que j'ai isolés sur des préparations placées en chambre humide. Ces paramécies isolées, venant à manquer de nourriture, se sont accouplées en grand nombre, tandis que celles restées dans l'aquarium, où elles trouvaient toujours une nourriture abondante, n'ont formé que quelques rares syzygies. Pendant un mois, que cela a duré, j'ai pu préparer plus d'un millier de couples et d'ex-conjugués qui, tués à des heures convenablement choisies, m'ont permis de suivre pas à pas tous les stades primaires et toutes les phases secondaires de la conjugaison.

C'est avec cette espèce, que j'ai constaté, pour la première fois et de la façon la plus nette, l'influence de l'heure de la journée sur le moment de la formation des syzygies. Sur mes préparations vivantes tenues en chambre humide, les accouplements se sont toujours faits

[1] Au sujet de la distinction spécifique de cette espèce et du *Paramecium aurelia*, voir *Archives de zoologie*, t. VI, 1888, p. 230.

vers la fin de la nuit et pendant les premières heures du jour. L'examen des trois préparations suivantes tuées le matin, le prouve surabondamment. Sur la première, faite à neuf heures du matin, j'ai trouvé 24 couples dont 2 en A^2 et 22 en A^3; sur la seconde, tuée à la même heure, 19 couples dont 1 en A^1, 4 en A^2, 10 en A^3, 1 en A^4 et 3 en B^1 ; sur la troisième enfin, tuée à neuf heures et demie du matin, 27 couples dont 7 en A^1, 5 en A^2, 14 en A^3 et 1 en B^2. Ainsi, sur ce total de 70 couples, quatre seulement avaient dépassé le stade d'accroissement A et venaient d'entrer dans le stade B. Afin de compléter cette démonstration en gros j'ai isolé vivants, chacun à part, 10 couples extraits, le matin, de préparations sur lesquelles je n'avais trouvé la veille au soir aucune syzygie. J'ai assisté par observation directe à la disjonction de sept de ces couples : deux à deux heures du soir, une à quatre heures du soir, une à cinq heures du soir, une à cinq heures et demie du soir, une à six heures du soir, et la septième à sept heures du soir. Quant aux trois autres couples dont je n'ai pu observer directement la disjonction, ayant été hors de chez moi pendant toute la journée de leur isolement, je les ai trouvés désunis à dix heures du soir. Enfin, je mentionnerai encore comme troisième et dernière preuve que, sur mes préparations vivantes tenues en chambre humide, j'ai constamment vu de nombreux couples pendant la matinée et le milieu de la journée, tandis que le soir ils y étaient devenus fort rares, les syzygies se disjoignant pendant les dernières heures du jour.

Cette influence des heures de la journée a, comme on vient de le voir, une très grande généralité. Elle n'est pas cependant complètement absolue; car j'ai quelquefois trouvé des couples au stade A, au milieu de la journée et jusque dans l'après-midi. Ces retardataires sont toujours isolés et peu nombreux. S'il s'en forme encore le soir, ils doivent être fort rares. Il ne faut pas oublier que toutes les observations mentionnées ici ont été faites au mois d'août, par une chaleur de 25 à 26 degrés centigrades et qu'avec cette température, la syzygie du *P. caudatum* dure environ douze heures.

Cette influence de l'heure du jour se fait sentir aussi bien sur les Infusoires à l'état libre dans les petits aquariums, que sur ceux tenus en captivité sur les préparations en chambre humide. C'est évidemment pour l'avoir ignorée, que Gruber n'a jamais rencontré les belles formes en croissant du micronucleus au stade A^3, formes qu'il a le grand tort de considérer comme des productions anormales [1]. Il a dû sûrement toujours se mettre au travail et faire ses préparations à des heures où cette phase, qui a cependant une longue durée, était ou bien non encore commencée, ou déjà passée.

La température a une très grande influence sur la durée de la syzygie. Je n'ai pas d'expériences comparatives chez le *Paramecium caudatum* et ne l'ai observé qu'avec la température de 25 à 26 degrés centigrades. Avec cette chaleur, ainsi que je l'ai dit plus haut, la conjugaison dure une douzaine d'heures. Il est possible qu'il y ait de petites variations individuelles, mais je n'ai pas d'observations assez précises, à cet égard, pour être plus affirmatif. En tout cas, je suis certain que ces variations, pour la température indiquée ici, ne dépassent pas une à deux heures. Balbiani [2] parle d'une durée totale de trois à quatre jours. Il est de toute évidence que ces chiffres sont fort exagérés et basés sur des observations inexactes, quelle que puisse avoir été la température, qu'il n'a pas eu le soin de noter.

La position réciproque des deux conjoints pendant l'accouplement est bien connue depuis le vieux micrographe danois O. F. Muller qui, dans son œuvre posthume de 1786 [3], en avait déjà donné de bonnes figures. Les deux gamètes s'accolent longitudinalement, bouche contre bouche, l'extrémité postérieure du corps seule demeurant libre. Cet accolement s'effectue à la suite de manœuvres

[1] Der Conjugationsprocess bei *Paramecium aurelia* (*Berichte der Naturf. Gess. zu Freiburg i. Br.*, t. II, 1886, p. 49.

[2] *Phénomènes sexuels*, p. 113.

[3] *Animalcula infusoria*, 1786, p. 87, pl. XII, fig. 10-12.

qui durent plus ou moins longtemps, et pendant lesquelles on voit ces Infusoires s'approcher, s'écarter, se toucher par leurs extrémités antérieures, tourbillonner les uns sur les autres, puis enfin se saisir définitivement. Lorsque l'union est complète, les corps adhèrent l'un à l'autre par une soudure organique de leurs membranes tégumentaires. Stein[1] et Jickeli[2] ont quelquefois vu trois individus unis ensemble. J'ai également observé une syzygie de trois et une de quatre.

Tous les observateurs qui se sont occupés de la conjugaison du *Paramecium caudatum*, ont signalé la petitesse de taille des individus accouplés. Cette observation est très exacte. Je n'ai, en effet, pas vu de gamète en syzygie dépassant 225 μ, tandis qu'il n'est pas rare de trouver des individus de cette espèce atteignant une longueur de 300 et même 320 μ. C'est entre 180 et 210 μ que l'on rencontre le plus grand nombre d'accouplements.

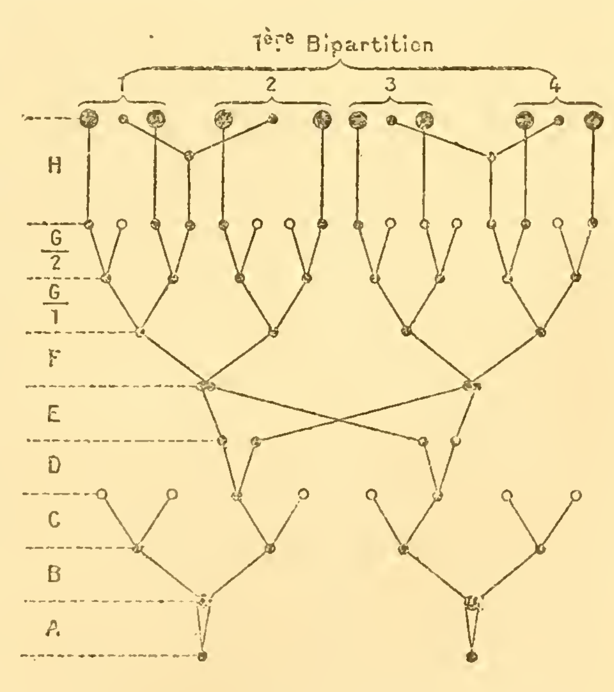
Les conditions externes de la conjugaison ainsi connues, nous pouvons passer maintenant à la description des phénomènes internes, et plus particulièrement à l'évolution du micronucleus.

Cet organe est toujours unique. De forme ovoïde, il peut atteindre une longueur de 10 à 11 μ avec un diamètre transversal de 7 à 8 μ. Il est enveloppé d'une fine membrane périphérique, toujours facile à distinguer (fig. 1). Sa substance fondamentale, à l'état de repos parfait, offre un aspect granuleux irrégulier et est quelquefois vaguement fibreuse longitudinalement. Elle ne se colore bien par les teintures que dans une de ses moitiés, l'autre demeurant toujours hyaline. Le passage de la moitié colorée à la moitié incolore se fait graduellement. Il existe donc dans cette substance fondamentale deux matières distinctes : l'une, la chromatine, avide de substances colorantes, l'autre, le hyaloplasme, ne se colorant pas. La région chromatinifère est toujours notablement plus étendue que la région hyaline.

[1] *Der Organismus*, etc., 1867, p. 76.

[2] *Zoologischer Anzeiger*, t. VII, 1884, p. 495.

Dès que l'union des gamètes est effectuée, le micronucleus commence son évolution et entre dans les phases du stade A, ou stade d'accroissement. Considérant l'état de repos comme la première phase, nous appellerons A^2 l'état suivant, pendant lequel on le voit se gonfler, en prenant une forme plus arrondie (fig. 2). Ses deux diamètres atteignent respectivement 11 et 16 μ. Sa substance fondamentale se répartit plus uniformément dans sa cavité, et y forme une trame spongieuse, dans laquelle on distingue déjà une tendance vague à se disposer en traînées, dirigées dans le plus grand axe. Ces traînées plasmiques sont finement granuleuses, et la chromatine y est répartie uniformément dans toute leur étendue et non plus localisée dans une région, comme à la phase A^1. Cet accroissement se continue, mais beaucoup plus dans le sens du grand axe que dans celui de l'axe transversal (fig. 3). On peut dès lors distinguer à la figure micronucléaire un pôle fixe (*a*) et un pôle d'extension (*b*). Le premier est encore tronqué, tandis que le second a déjà une forme pointue. Les traînées plasmiques internes ont pris une disposition très nettement longitudinale et ressemblent à des courants de matière qui, partant du pôle fixe, vont en divergeant et se ramifiant vers le pôle d'extension. La substance de ces traînées est plus dense vers le pôle fixe. A un moment plus avancé de cette phase, le pôle fixe lui-même s'étire en pointe (fig. 4, 15), et le pôle d'extension, effilé en pointe aiguë, commence à s'incliner de côté. Les traînées plasmiques suivent le mouvement d'extension de la figure totale, mais en devenant cependant de moins en moins riches en sub-



stance dans la région du pôle d'accroissement. Nous arrivons maintenant à la phase A^3, pendant laquelle la membrane micronucléaire continue à s'accroître considérablement. Dans cet accroissement elle se gonfle en se recourbant de côté (fig. 5) et en prenant la forme d'un croissant irrégulier. Pendant ce gonflement, le plasma interne reste attaché au pôle fixe et au côté interne du croissant. Comme il ne s'est pas accru en même temps que les membranes, il en résulte qu'en outre de ces traînées, la cavité micronucléaire renferme un vaste espace clair, dans lequel on ne distingue aucun corps figuré quelconque, et qui très probablement est occupé seulement par un suc micronucléaire absolument limpide. Le croissant micronucléaire achève son développement, en se recourbant de plus en plus, de sorte que ses deux pôles en arrivent presque à se croiser (fig. 6 et 16). En même temps, les traînées plasmiques se sont allongées, et maintenant s'étendent d'un pôle à l'autre, en formant une bande irrégulière et plus ou moins étroite le long du bord interne du croissant. De ce moment nous entrons dans la phase A^4, pendant laquelle nous voyons le croissant micronucléaire se transformer, en redressant sa courbure (fig. 7), et diminuant en même temps de volume. La bande plasmique envahit toute la cavité micronucléaire. La chromatine se condense en fines granulations sphériques, disséminées assez régulièrement dans toute l'étendue de cette cavité. Le hyaloplasme, lui, commence à se différencier en filaments longitudinaux à contours très nets. Ces filaments ne s'étendent pas dans toute la longueur du micronucleus. La condensation et le raccourcissement de la figure micronucléaire se continuant, les deux pointes polaires s'effacent l'une après l'autre (fig. 8) et le micronucleus revient à sa forme primitive ovoïde, mais avec des dimensions doubles, puisque ses deux grands axes peuvent mesurer respectivement de 12 à 14 μ, et de 20 à 24 μ. Pendant cette dernière transformation, les traînées plasmiques ont continué à se condenser en filaments longitudinaux, encore reliés entre eux par des anastomoses, mais à contours très net-

tement différenciés. Ici se termine le stade A, et le micronucleus est prêt à entrer dans la phase 2 du stade B.

Ce stade d'accroissement A est de beaucoup le plus long de la période syzygienne. Dans les conditions de température où j'ai observé le *Paramecium caudatum,* la syzygie durait une douzaine d'heures, desquelles le stade A en prenait au moins quatre à cinq. La disjonction s'effectuant vers la fin du stade F, il ne restait que sept à huit heures pour les stades B, C, D, E, F.

Si l'on admet, comme je le pense, que la substance du micronucleus, à la fin du stade A, possède une densité égale à celle qu'elle avait tout au début de cette longue évolution, nous devons accepter que cette substance s'est accrue d'une quantité, que le calcul [1] permet d'estimer dans le rapport de 1 à 8. Le micronucleus est, en effet, devenu huit fois plus volumineux. D'où vient toute cette nouvelle substance? Jickeli [2] prétend que, pendant ce stade d'accroissement, le protoplasma ambiant fait irruption dans le micronucleus par une ouverture de la membrane. Cette ouverture serait formée à la suite d'une déchirure de la membrane micronucléaire qui, primitivement soudée en continuité de substance avec celle du nucleus, se déchirerait en leur point de jonction, au début de la conjugaison, afin de permettre au micronucleus de s'écarter. Pour moi, je n'ai jamais vu de soudure exister entre les membranes périphériques du nucleus et du micronucleus. Ces deux organes sont simplement juxtaposés, sans coalescence de leurs parties externes confinantes. En second lieu, j'ai examiné avec le plus grand soin de nombreux micronucleus pendant les phases du stade A, et jamais

[1] Afin de simplifier ce calcul, je l'ai ramené à un rapport de volumes sphériques. Additionnant ensemble les deux grands diamètres respectifs 7 et 10 d'une part, 12 et 22 d'autre part, puis divisant ces deux totaux par 4, j'ai obtenu les chiffres 4 et 8 représentant très approximativement les rayons de deux sphères d'un volume égal au micronucleus avant et à la fin du stade A. Les volumes des sphères étant entre eux comme les cubes de leurs rayons, 512 cube de 8 divisé par 64 cube de 4, nous donne le chiffre 8.

[2] *Zoologischer Anzeiger,* t. VII, 1884, p. 494.

je n'y ai aperçu la moindre déchirure ou solution de continuité quelconque. Le micronucleus demeure parfaitement clos pendant toute cette évolution. A aucun moment, je n'ai vu la moindre indication d'une communication et continuité de substance entre le plasma intra-micronucléaire et le cytoplasme ambiant. Je crois donc devoir repousser l'explication de Jickeli, basée sur des observations défectueuses. Je ne puis voir dans cet accroissement qu'un phénomène de nutrition, ou autrement dit d'apport par endosmose de substances à l'état de dissolution. Toutes les parties du micronucleus, la membrane, la chromatine et le hyaloplasme, s'accroissent simultanément. Le cytoplasme ambiant ne contient évidemment pas ces trois éléments préformés, à l'état solide et figuré. Il en fournit seulement les principes qui, à l'état liquide, traversent la membrane par dialyse et viennent ensuite se condenser et se précipiter chacun en leur place et forme définitives. La rapidité de cet accroissement pourra peut-être sembler surprenante. Mais nous ne devons pas oublier que le micronucleus est enveloppé de toutes parts par le cytoplasme, et que, par conséquent, les apports nutritifs lui arrivent par toute sa périphérie, et en outre que les matières nutritives elles-mêmes doivent être là toutes prêtes par avance, dès que le courant de dialyse vient à s'établir.

Dès au sortir de la quatrième phase du premier stade, le micronucleus se trouve déjà entré dans la deuxième phase du stade B (fig. 9, 17). C'est qu'en réalité entre le stade d'accroissement ou ceux de division qui se succèdent immédiatement, il n'existe pas d'interruption ou point neutre, que l'on puisse considérer comme limite exacte entre les deux stades. Le micronucleus, en voie d'évolution continue, passe sans arrêt d'un stade à l'autre, et la phase dispirem d'un stade antérieur devient nécessairement la phase spirem du stade suivant. Ces deux phases se superposent donc et se confondent pour ainsi dire. La phase dispirem ne se distingue bien du spirem qui la suit, que par l'existence des fils et boyaux connectifs en voie de résorption, et encore plus ou moins bien conservés entre les deux

noyaux filles. Dans le passage de A en B, la phase A^4 avec le micronucleus en voie de condensation et le karyoplasme uniformément distribué dans sa cavité (fig. 7 et 8), pourrait tout aussi bien être considérée comme la première phase du stade B.

Au début de ce stade B on rencontre fréquemment, près du nucleus, un corpuscule nucléaire, se colorant fortement par les teintures microchimiques et renfermé dans une vacuole claire (fig. 17). Les premières fois que je l'observai, ce corpuscule m'intrigua vivement, parce que je le prenais pour un des corpuscules de rebut, dont nous parlerons plus loin, et qui n'apparaissent qu'aux stades D et F. La position des deux micronucleus, toujours éloignés de la bouche chez les deux conjoints, ne permettait pas de considérer cet état comme représentant une des phases de D. Je ne pouvais non plus y reconnaître une phase de F, car tous les couples ainsi observés étaient solidement unis, tandis qu'en F la disjonction est toujours en voie de s'effectuer. Enfin ces corpuscules nucléaires étaient toujours un peu plus volumineux que les vrais corpuscules de rebut. Cette incertitude cessa enfin, lorsque, ayant rencontré un état un peu plus jeune, je vis s'isoler un petit fragment du nucleus, encore relié par un filament avec la masse de ce dernier. Ce fragment avait conservé la structure nucléaire et n'était pas encore transformé en une masse homogène, comme chez les corpuscules plus avancés. Ces corpuscules représentent donc des fragments de nucleus, qui s'en détachent pour une cause que je n'ai pas su déterminer, et qui très probablement tient au mode de fixation de cet organe dans le corps des Paramécies. Ils disparaissent rapidement par résorption. Leur signification ne peut avoir aucune importance, car on n'en trouve pas dans le plus grand nombre des couples, et le plus souvent il n'en existe que dans un seul des conjoints d'un même couple. Si j'ai insisté sur leur description, c'est afin d'éviter la confusion qu'on en pourrait faire avec les vrais corpuscules de rebut.

Les stades B et C sont, ainsi que nous le savons, des stades de

division du micronucleus et de ses produits, divisions à la suite desquelles on trouve deux et quatre corpuscules micronucléaires dans le corps de chaque conjoint. Je n'entrerai pas ici dans la description détaillée des phases successives de ces divisions. Il me suffira de rappeler, que toutes les divisions micronucléaires de la conjugaison s'effectuent toujours en suivant les phases de la karyomitose. Les figures 9, 10, 11, 12, 13, 14, feront d'ailleurs saisir immédiatement les formes que le micronucleus et ses produits affectent pendant ces divisions.

Je désire cependant appeler un peu l'attention sur les longs boyaux connectifs des phases B^5 et C^5 (fig. 14, 19 et 20), reliant entre eux les noyaux filles. Quels sont l'origine et le rôle de ces tubes?

Lorsqu'on examine les corpuscules micronucléaires dans les phases antérieures (fig. 12, 13 et 18), il semble impossible de voir autre chose dans ces tubes qu'un développement et une transformation de la membrane périphérique du micronucleus. Cette membrane, à toutes les phases de la division, m'est toujours apparue très nettement différenciée, et je crois qu'elle ne disparaît à aucun moment, pour permettre au cytoplasme ambiant de pénétrer dans l'espace micronucléaire, ainsi que Guignard [1] et Strasburger [2] l'ont si bien démontré dans la karyomitose des végétaux supérieurs. Se conservant ainsi intacte, elle s'allonge avec le micronucleus en division, et lorsque les éléments chromatiniens des deux noyaux filles se sont séparés et s'écartent lentement les uns des autres, elle continue à les envelopper et s'étire en longueur pour obéir à cet écartement. Tout d'abord, il existe, dans la lumière du boyau membraneux, des fils connectifs reliant les deux noyaux filles. Mais à mesure que ceux-ci s'écartent et que le tube s'allonge, ces fils disparaissent et semblent se fondre dans la paroi du tube. Un de ces filaments persiste souvent très longtemps, presque jusqu'à l'élon-

[1] *Annales des sciences naturelles, botanique*, t. XX, 1885.

[2] *Ueber Kern und Zelltheilung im Pflanzenreiche*, 1888, p. 76 et 158.

gation totale du boyau. Celui-ci, à ce dernier moment, s'étrangle au point de jonction avec les deux noyaux filles, qui dès lors deviennent entièrement indépendants l'un de l'autre. Le boyau se résorbe alors rapidement et disparaît dans le cytoplasme. Chacune des divisions du micronucleus et de ses produits est donc accompagnée de la formation et du développement d'un appareil connectif semblable, destiné à disparaître par résorption, une fois la division achevée. Ce développement, à mon avis, se fait par un processus chimico-physiologique, semblable à celui dont nous avons déjà parlé dans le développement des grandes formes en croissant du stade A. Les matériaux de ce développement sont toujours empruntés au cytoplasme ambiant, mais d'une façon indirecte , par métamorphose et non plus immédiatement, comme cela paraît avoir lieu chez les végétaux supérieurs.

Quant au rôle de ces tubes, il est clair que leur fonction est avant tout d'écarter l'un de l'autre les deux noyaux filles et, dans certains cas, d'imprimer à ces noyaux une direction particulière, en vue de les conduire vers des points déterminés, où les appelle leur fonction. Ce rôle de *gubernaculum* a déjà été fort bien compris et décrit par Balbiani[1] dans la division fissipare, où ces boyaux connectifs apparaissent avec un développement encore plus grand. Il ressort d'ailleurs si naturellement de la vue des faits, que le docteur Strasburger, à qui j'avais le plaisir et l'honneur de faire voir mes croquis et mes préparations, me le suggéra immédiatement, bien qu'il ne connût pas le travail de Balbiani. Ce rôle directeur n'est pas aussi nettement indiqué à tous les stades de division. Ainsi dans les deux stades B et C, dont nous nous occupons actuellement, il ne semble même pas intervenir du tout. On y trouve, en effet, les noyaux filles disséminés dans le corps avec une grande irrégularité, et les tubes connectifs repliés et contournés sans règle apparente (fig. 19, 20). Il semblerait que pendant ces deux stades, ces appareils connectifs

[1] *Journal de la physiologie de Brown-Sequard*, t. III, 1860, p. 81-83.

soient livrés à l'abandon aux courants de la cyclose intracellulaire, et y prennent toutes les positions possibles, suivant les hasards de cet entraînement. Mais nous verrons qu'il n'en est certainement plus de même dès le stade suivant D, et pendant le dernier stade de division $\frac{G}{2}$. Le rôle directeur des tubes connectifs y devient, en effet, d'une évidence complète.

Vers la fin du stade C et tout au début du stade D, les quatre corpuscules micronucléaires , avons-nous dit, sont disséminés sans ordre apparent dans le corps des conjoints (fig. 20, 21). A ce moment je les ai étudiés chez plusieurs couples avec tout le soin possible, pour rechercher si j'apercevrais quelque différence d'une nature quelconque chez l'un d'eux. Mais je n'ai jamais pu y distinguer rien de particulier, ni dans la forme, ni dans le volume, ni dans la structure. Il nous faut donc admettre que tous quatre sont parfaitement semblables entre eux, et qu'aucun ne se trouve prédestiné par avance à continuer l'évolution micronucléaire. Cette évolution se fait d'abord sentir sur tous ces corpuscules. Ils prennent, en effet, tous la forme de fuseaux renflés, à structure fibreuse longitudinalement, caractéristique de la phase 2 du nouveau stade, comme s'ils devaient encore se diviser une fois tous quatre. Cette continuité d'évolution chez les quatre corpuscules jusqu'à ce moment est très intéressante à noter. Elle nous démontre, en effet, que même encore à cette phase de l'évolution fécondatrice, aucune action, aucune influence élective, différenciant spécialement l'un d'eux, n'est intervenue. Mais ici s'arrête cette communauté de développement. Un seulement d'entre eux va continuer à évoluer, tandis que les trois autres disparaîtront par résorption.

A partir de ce moment on trouve toujours dans le corps des conjoints, pendant toute la durée du stade D, des corpuscules micronucléaires en voie de se résorber. Cette résorption s'effectue de la manière suivante. Les fuseaux micronucléaires paraissent s'allonger un peu, en se rétrécissant beaucoup (fig. 22). La structure fibreuse

disparaît et est remplacée par des granulations irrégulières, se colorant par les teintures microchimiques. Un peu plus tard, ces longs fuseaux se condensent en une petite masse sphérique compacte, enveloppée d'une vacuole (fig. 22, 23, 24). Ce corpuscule sphérique, d'apparence homogène, se colore très vivement par les teintures. Plus tard enfin, il se résorbe et disparaît, laissant les vacuoles complètement vides. Celles-ci ne tardent pas à s'effacer à leur tour. Tous ces phénomènes rappellent la marche suivie par la digestion des ingesta ordinaires, renfermés dans une vacuole digestive.

Cette dégénérescence régressive et cette dissolution ne suivent pas une marche parfaitement synchronique chez tous les corpuscules. Elles se font sentir plus rapidement sur les uns que sur les autres et, par conséquent, on peut rencontrer tous les degrés de la régression dans un même conjoint. Il en résulte que ces corpuscules ne disparaissent pas simultanément et qu'il n'est pas rare d'en rencontrer les débris d'un et quelquefois deux jusque pendant le stade E (fig. 30).

Nous avons vu que le quatrième corpuscule, destiné à survivre, ne se distinguait en rien extérieurement des trois autres. Avant que les phénomènes de résorption aient commencé leur effet, ils sont tous quatre absolument identiques les uns aux autres. Il nous faut donc renoncer à rechercher l'explication de cette différence de destinée dans une cause interne, inhérente au corpuscule même. Je suis persuadé que cette différence n'est due qu'au hasard. C'est la position des corpuscules, par rapport à la bouche, qui décide de leur destinée. Celui d'entre eux qui, par une chance quelconque, se trouve le plus rapproché de la bouche au moment décisif, est élu et va continuer l'évolution. Ce rapprochement de la bouche ne semble d'ailleurs être préparé par aucune disposition, ou artifice d'aucune sorte. Du moins je n'ai rien observé de tel, malgré l'examen le plus minutieux. Vers la fin du stade C et au commencement du stade D (fig. 21-24), on aperçoit toujours un corpuscule, dans

chaque conjoint, plus rapproché que les trois autres de l'orifice buccal. Bien que, comme nous l'avons déjà dit, il ne diffère encore en rien dans son aspect extérieur de ses trois congénères, on peut cependant déjà affirmer que son sort est fixé.

Je crois le corpuscule complètement passif dans ce mouvement de rapprochement vers la bouche. Si j'ai raison, il nous faut nécessairement placer l'impulsion directrice et l'action élective dans le cytoplasme. Celui-ci jouerait donc ici un rôle actif d'une extrême importance. Par le fait, il doit constamment intervenir pendant toute l'évolution fécondatrice. Dès le début de la conjugaison, c'est seulement par son intermédiaire que les micronucleus peuvent recevoir la première impulsion, qui les fait entrer en évolution. C'est encore le cytoplasme qui, pendant chaque division, alimente le micronucleus et ses produits, et leur apporte les matériaux destinés à la production des filaments et tubes connectifs. Il doit donc exister constamment des actions et réactions réciproques entre le micronucleus et le cytoplasme. Nous allons voir d'ailleurs, dans la suite de l'évolution micronucléaire, des phénomènes d'élection locale, analogues à celui que nous discutons en ce moment et qui ne sauraient également s'expliquer que par une influence déterminante, partant du cytoplasme. Son rôle actif ici me semble donc indispensable. Comment et par quel mécanisme s'exerce cette intervention? C'est ce que je ne saurais dire. Mes observations ne m'ont, en effet, fourni aucun fait positif, pouvant servir à un essai d'explication. Je préfère avouer mon ignorance, plutôt que de recourir à une hypothèse.

Le corpuscule persistant se rapproche de plus en plus de la bouche et va même se fixer par sa pointe antérieure à la paroi interne du corps, immédiatement au-dessus de l'orifice buccal. Ainsi placé, il entre immédiatement en évolution. Il paraît tout d'abord se gonfler un peu, car on le trouve presque toujours avec sa membrane périphérique soulevée et détachée de la masse interne. Ensuite, il s'allonge et traverse les phases régulières d'une division par karyomitose (fig. 25-27). Cette division ne diffère en rien

d'essentiel des divisions précédentes. La seule différence intéressante à noter est la direction spéciale et fixe imprimée aux noyaux filles, par suite du développement du tube connectif. Ainsi que je l'ai dit, le corpuscule, au début de cette division, s'est fixé par son extrémité antérieure. Dans l'allongement accompagnant la division, cette extrémité fixe ne bouge plus, d'où il résulte que l'autre extrémité seule s'avance dans la cavité générale du corps. Lorsque les deux noyaux filles sont séparés et s'écartent l'un de l'autre par suite du développement du boyau et des fils connectifs, cet appareil directeur se recourbe, toujours avec une concavité tournée en avant (fig. 26). Cette courbure s'accentuant de plus en plus, à mesure que le tube connectif s'allonge, le noyau fille interne se trouve finalement ramené au voisinage de son congénère, à une petite distance de la bouche (fig. 27). Le tube connectif joue donc là un rôle directeur bien évident et dont nous allons bientôt comprendre l'extrême importance.

Les deux noyaux frères, résultant de cette division, sont absolument semblables entre eux et rien, dans leur mode de formation et leur structure apparente, ne permet de les distinguer l'un de l'autre, ou d'y voir des noyaux autrement constitués que ceux qui les ont précédés. Ils se colorent de même par les teintures microchimiques et, au début de leur évolution ultérieure, on les voit suivre exactement la même marche que les corpuscules micronucléaires antérieurs. Ils prennent, en effet, immédiatement la forme de fuseaux à structure fibreuse longitudinalement, et cette structure est déjà nettement accusée, même avant qu'ils ne soient complètement détachés de leur tube connectif. Celui-ci, comme tous les tubes connectifs antérieurs, se résorbe et disparaît dans le cytoplasme. La seule différence entre eux et les noyaux antérieurs, qu'on puisse mentionner, est leur moindre volume. Mais cette différence s'explique d'elle-même par la rapide succession des trois divisions, dont ils sont le résultat final. Chacun d'eux ne représente par le fait que la huitième partie du micronucleus primitif. Cet amoindrissement

de volume devrait être encore bien plus marqué si, pendant toute cette évolution, le cytoplasme ne leur eût pas constamment apporté par endosmose de nouveaux matériaux.

Malgré cette identité apparente avec les noyaux antérieurs, ils sont cependant destinés à jouer un rôle physiologique et à suivre une évolution ultérieure, d'un caractère absolument nouveau et unique. L'un d'eux, celui en contact avec la bouche, va en effet jouer le rôle de pronucleus mâle, ou élément fécondateur; l'autre, au contraire, le rôle d'élément fécondé, ou pronucleus femelle. Je me contente de signaler ici cette différence de fonction si essentielle, me réservant d'y revenir aux chapitres des résultats généraux.

Nous allons donc continuer à suivre l'évolution de ces deux nouveaux corpuscules micronucléaires, en passant au stade E, ou stade d'échange et de copulation nucléaires. Mais auparavant, afin de bien saisir l'échange des deux pronucleus mâles, nous remonterons vers la fin du stade D, alors que les deux noyaux frères sont encore reliés l'un à l'autre par le tube connectif (fig. 27). Nous remarquerons à cette phase, que le futur pronucleus mâle du conjoint de droite apparaît toujours superposé au futur pronucleus mâle du conjoint de gauche. Cette remarque très importante va nous permettre de démontrer l'échange réciproque de ces deux pronucleus. Dans leur transport respectif de droite à gauche et de gauche à droite, ils demeurent jusqu'au bout ainsi superposés l'un à l'autre. Tant que cette superposition dure, on est donc toujours certain que celui de dessus est issu du conjoint de droite, et celui de dessous du conjoint de gauche. Ceci bien établi, suivons la marche de l'échange.

Les pronucleus mâles, une fois détachés de leurs tubes connectifs, prennent la forme de fuseaux longs et étroits, à structure fibreuse longitudinale (fig. 28-30). Le tube œsophagien des deux conjoints ayant disparu, ces deux fuseaux apparaissent d'abord dans l'ouverture des deux bouches appliquées l'une à l'autre, avec leurs axes longitudinaux se croisant légèrement, l'axe du pronu-

cleus de droite, ou pronucleus supérieur, incliné de droite à gauche, celui du pronucleus de gauche, ou pronucleus inférieur, incliné de gauche à droite. Cette inclinaison opposée des axes provient de ce que l'extrémité postérieure des deux fuseaux devance toujours l'extrémité antérieure dans le mouvement d'échange. Ils glissent ainsi l'un au-dessus de l'autre, en inclinant leur axe longitudinal de plus en plus vers la bouche du conjoint opposé. J'ai observé un couple, dont le pronucleus de droite avait encore conservé, attaché à son extrémité postérieure, un bout du tube connectif (fig. 29). Ce fragment de tube, entravant le mouvement du pronucleus, l'avait contraint à se courber. Ce mode de transport s'explique par le fait, dont j'ai parlé plus haut, que l'extrémité antérieure des deux pronucleus d'échange est fixée à la paroi supérieure de l'ouverture buccale. Cette attache ne se défait qu'assez tard, et l'on peut voir des pronucleus déjà complètement passés dans le corps du conjoint opposé, avec leur extrémité antérieure toujours fixée au même point (fig. 31).

Pendant que cette sorte d'oscillation pendulaire des pronucleus mâles s'effectue, les pronucleus femelles demeurent immobiles au voisinage de la bouche. Pronucleus mâles et pronucleus femelles, à ce moment, éprouvent une sorte de gonflement, qui soulève leur membrane périphérique, en la détachant d'une façon plus ou moins irrégulière du corps central fibreux. Celui-ci paraît comme enfermé dans une large vacuole, formée par la membrane (fig. 29-31 *a*). Les pronucleus mâles, en continuant leur mouvement pendulaire, finissent par rencontrer les pronucleus femelles, et ils entrent en contact l'un et l'autre par leur extrémité postérieure. Ils s'unissent par le côté, leurs extrémités postérieures se fusionnant d'abord (fig. 32 et 33), en laissant leurs extrémités antérieures encore libres. Puis la fusion progresse d'arrière en avant, formant ainsi un gros nucleus mixte, encore étiré en pointe obtuse par l'extrémité antérieure (fig. 34). Cette pointe elle-même s'efface, et le nouveau nucleus prend une forme ovoïde fibreuse longitudinalement, prélude d'une

division par karyomitose (fig. 35). A ce moment la fécondation est complètement achevée.

Comment devons-nous comprendre cette copulation des pronucleus? Devons-nous la concevoir comme une fusion intime de leurs éléments chromatiques, se mélangeant et se fondant ensemble, comme les molécules de deux gouttes liquides qui se confondent; ou bien n'y devons-nous voir qu'une juxtaposition, un entrelacement de ces éléments chromatiques, conservant leur individualité et leur autonomie dans le corps nucléaire commun, où ils se trouvent maintenant réunis? Je me contente de poser ici cette question, qui me paraît insoluble par l'observation directe des faits. Les éléments chromatiques sont beaucoup trop nombreux et trop tenus, pour qu'on puisse les suivre avec sûreté dans l'entrelacement des bâtonnets fibreux du fuseau nucléaire. Tout ce que je puis dire, c'est qu'au début du stade F, le faisceau de ces bâtonnets, réunis ainsi en un seul noyau, apparaît parfaitement simple, sans la moindre trace de son origine binaire.

Le nouveau nucleus mixte, aussitôt constitué, entre immédiatement en évolution pour traverser le stade de division F. On pourrait même dire que cette nouvelle division était déjà en voie d'exécution, avant la copulation et la fusion des pronucleus. Leur substance avait, en effet, déjà pris la forme de bâtonnets longitudinaux, caractéristique de la phase 2 de la karyomitose, et c'est sous cette forme qu'ils se sont juxtaposés et unis en un faisceau commun.

C'est pendant ce stade F, que s'effectue la disjonction des gamètes. On rencontre, en effet, fréquemment des couples, dont les deux conjoints ne sont plus fixés l'un à l'autre que dans la région buccale (fig. 35-37). Le nouveau nucleus mixte peut se trouver à une des phases quelconques de la karyomitose. J'ai même observé un couple à cet état de disjonction, chez lequel les deux pronucleus, déjà réunis sous une membrane commune, avaient encore leurs masses fibreuses nettement distinctes. On peut donc dire que la dis-

jonction commence immédiatement après l'échange des pronucleus mâles et se termine pendant la durée du stade F.

Pendant la période à l'état de syzygie, les deux conjoints diminuent de taille, d'une façon assez notable. Voici des mesures prises sur un couple isolé avec de la nourriture à sept heures du matin, le 6 août, par une température de 25 degrés centigrades. Au moment de l'isolement, les gamètes mesuraient 207 μ, à trois heures du soir, 225 μ, à sept heures du soir, 210 μ, à dix heures du soir, un peu après la disjonction, 165 μ, et le lendemain à six heures du matin, 180 μ. On les voit donc commencer par s'accroître un peu. C'est qu'il continuent à absorber de la nourriture pendant les premiers stades de la conjugaison. Leurs bouches sont encore largement ouvertes et le tourbillon alimentaire ne cesse pas d'y entraîner des corpuscules alibiles. Balbiani[1] affirme qu'ils cessent de prendre des aliments depuis le début de la conjugaison; mais c'est une erreur. Nous les voyons ensuite décroître de taille. C'est qu'en effet, il arrive un moment où leurs bouches, intimement accolées l'une à l'autre, ne leur permettent plus d'absorber de la nourriture. Je n'ai pas déterminé, par observation directe, à quel moment exact cet arrêt commence; mais je crois pouvoir affirmer que ce doit être vers la fin du stade D, alors que les deux conjoints vont se disposer à faire échange de leurs pronucleus mâles. Enfin huit à dix heures après la disjonction, nous voyons la taille des ex-conjugués recommencer à s'accroître. Ils peuvent, en effet, reprendre de la nourriture quelques heures après la disjonction.

Les trois stades F, $\frac{G}{1}$, $\frac{G}{2}$ (fig. 35-43) répondent à trois divisions successives du nouveau nucleus mixte, et par conséquent aboutissent à la production de huit nouveaux corpuscules nucléaires. Ces trois nouvelles divisions s'effectuent, comme les trois précédentes des stades B, C, D, par karyomitose et ne nous présentent rien de particulier à signaler. J'ajouterai ici seulement une remarque, s'appli-

[1] *Phénomènes sexuels*, etc., 1861, p. 67.

quant d'ailleurs également bien aux six stades de division. On a pu voir par les dessins de ces stades, que les corpuscules micronucléaires ne se suivent pas toujours avec un synchronisme parfait dans leur évolution mitosique. On les trouve, en effet, à des phases de développement différentes dans les deux conjoints d'un même couple et jusque dans le corps des ex-conjugués. J'ai choisi, il est vrai, de préférence ces figures pour les reproduire ; mais je dois dire que, bien qu'en minorité, elles ne sont cependant pas rares. Cette absence de synchronisme m'a semblé ne jamais dépasser les limites d'une mitose. Je n'ai, en effet, jamais observé de stades primaires empiétant les uns sur les autres.

J'ai considéré la troisième division des produits du nucleus de copulation comme un simple redoublement du stade G, et ne lui ai pas attribué de lettre spéciale. Cette troisième division manque, en effet, chez beaucoup de Ciliés, et on ne la retrouve pas chez des espèces aussi voisines que les *Paramecium aurelia* et *Paramecium bursaria*. Elle paraît, au contraire, être la règle chez les vorticellides.

A la fin de cette troisième division, les huit nouveaux corpuscules nucléaires se trouvent, par suite de la formation de tubes connectifs d'une longueur exceptionnelle, répartis en deux groupes de quatre, situés l'un tout à l'extrémité antérieure, l'autre à l'extrémité postérieure du corps des ex-conjugués (fig. 43). A aucun des autres stades je n'ai observé des tubes connectifs aussi développés et toujours orientés aussi régulièrement dans l'axe longitudinal du corps. Cette disposition et ce développement exceptionnels ont bien certainement un but spécial. En décrivant la conjugaison de plusieurs autres espèces nous verrons que dans la dernière division du nucleus mixte, les tubes connectifs sont toujours ainsi orientés et que, des corpuscules nucléaires qu'ils unissent, ceux de l'avant sont toujours destinés à former les nouveaux nucleus de rajeunissement, tandis que ceux de l'arrière s'arrêtent dans leur développement et demeurent à l'état de micronucleus. Il en doit être de même chez

le *Paramecium caudatum*. Les quatre corpuscules antérieurs continuent à se développer et forment les quatre corps nucléaires, dont nous parlerons plus loin ; tandis que, des corpuscules postérieurs, trois s'atrophient et disparaissent, le quatrième survivant, comme nous le verrons, à l'état de micronucleus. Chez cette espèce, il est difficile de vérifier directement ce fait ; car la cyclose intracellulaire ramène et confond ensemble les deux groupes de corpuscules nucléaires, avant que l'évolution ultérieure de chacun d'eux soit indiquée par une différenciation quelconque (fig. 45, *a*). Ainsi mélangés, on ne sait plus les distinguer par groupes originels. Mais nous verrons plus loin que cette distinction redevient possible plus tard.

Jusqu'ici nous ne nous sommes pas occupés du macronucleus primitif des gamètes. Maintenant que nous voici arrivé au seuil du stade H, ou stade de reconstitution, il est temps de voir ce qu'il devient. Balbiani [1] et Bütschli [2] affirment que, peu de temps après le commencement de la conjugaison, il commence à s'accroître et à développer à sa surface des replis et des circonvolutions, rappelant celles de la surface d'un cerveau de mammifère. On trouve bien, en effet, dès les premiers stades, des nucleus montrant des fentes et des sinuosités, comme Balbiani l'a très bien figuré sur sa planche VII, figure 6. Mais en cherchant bien, il n'est pas rare de voir des nucleus d'un aspect parfaitement semblable, chez des individus non conjugués. Il n'y a donc rien de surprenant à retrouver cette disposition chez le couple figuré par Balbiani, couple dessiné au stade D^2, c'est-à-dire dans la première période de la syzygie. Quant à moi, j'ai toujours vu les macronucleus absolument inertes jusqu'au moment de la disjonction, pendant le stade F. Alors seulement [3] commencent à apparaître à leur surface des replis, les déformant plus ou moins profondément. Tout d'abord leur forme générale en est peu modifiée.

[1] *Phénomènes sexuels*, p. 92.

[2] *Studien*, etc., p. 90.

[3] Stein avait déjà très bien vu cela (*Der Organismus*, t. II, 1867, p. 89).

(fig. 37-39). Mais quand on arrive en $\frac{G}{2}$, ils s'étirent alors en lambeaux plus ou moins irréguliers (fig. 40-42). Ces lambeaux, continuant à s'allonger, forment à la fin de ce stade de longs rubans plus ou moins entrelacés et anastomosés entre eux (fig. 43). Finalement, au début du stade H, ces rubans se divisent par simple étranglement en de nombreux fragments, qui prennent la forme de petits corpuscules sphériques (fig. 44-45). Le nombre de ces fragments nucléaires, lorsque la division en est complètement achevée, ne dépasse pas les chiffres de 50 à 60 et assez souvent même s'élève seulement à 40 ou 45.

Il nous faut reprendre maintenant l'évolution des noyaux de nouvelle formation, issus du nucleus mixte de copulation. Nous les avons laissés au début du stade H, sous la forme de huit corpuscules sphériques, absolument identiques les uns aux autres et d'un diamètre mesurant 7 à 8 μ (fig. 44-45). Ils se composent d'une membrane périphérique nettement apparente et d'une masse centrale granuleuse. Cette masse centrale ne remplit pas complètement toute la cavité délimitée par la membrane ; car, à son pourtour, il reste toujours entre elle et cette dernière une zone claire, vide de granulations et ne contenant probablement qu'un suc liquide. Il semble que, dans ces corpuscules en voie de rapide accroissement, la membrane s'accroisse plus vite que la masse centrale. Cette dernière est composée de quelques granulations de chromatine, se colorant par les teintures microchimiques et d'une quantité beaucoup plus grande de granulations demeurant incolores. Ces granulations font sans doute partie d'une trame plasmique ; mais d'une structure trop fine pour être résolue avec les moyens optiques à ma disposition. L'état que je viens de décrire répond à la phase H^1 et a été observé sur des individus tués quatre à cinq heures après la disjonction.

Dans la phase H^2, que nous pouvons observer sur des individus tués trois heures plus tard, c'est-à-dire huit heures après la disjonction, nous constatons une différenciation déjà très marquée, apparue

parmi les corpuscules nucléaires (fig. 46, *a*). Quatre d'entre eux se sont notablement accrus. Leur forme est toujours sphérique avec un diamètre de 13 μ, ce qui représente un volume quatre fois plus grand qu'à la phase antérieure. La zone claire hyaline et la membrane seules paraissent avoir pris part à cet accroissement. La masse nucléaire centrale n'a subi aucune modification. Ces quatre corpuscules, ainsi accrus, représentent l'état rudimentaire des futurs corps nucléaires. Quant aux quatre autres corpuscules, ils sont demeurés inertes et ne se sont pas accrus.

Ici, j'appellerai l'attention sur la position réciproque de ces deux groupes de quatre corpuscules. Les trois figures 44, 45 et 46 du stade II^1 et II^2 ont été relevées à la chambre claire, avec la plus scrupuleuse exactitude.[1] Sur la première, représentant un ex-conjugué tué quatre heures après la disjonction, nous voyons les corpuscules disposés en deux groupes, l'un antérieur et l'autre postérieur, nettement distincts. Sur la figure suivante, représentant la même phase une heure plus tard, les corpuscules se sont rapprochés, et, comme ils se ressemblent tous, il est impossible de dire duquel des deux groupes proviennent chacun d'eux. Ces deux groupes sont cependant demeurés distincts; car, sur la troisième figure, nous représentant la phase suivante trois heures plus tard, nous retrouvons les corpuscules différenciés, disposés en deux groupes nettement séparés. Un des corpuscules accrus, seul, est demeuré isolé en avant, preuve que lui et ses similaires dérivent des corpuscules primitifs antérieurs. Je crois que cette démonstration matérielle, ajoutée aux preuves par analogie citées plus haut (p. 200), ne nous permet plus de douter de l'origine antérieure des corps nucléaires et de l'origine postérieure du micronucleus.

Pendant la phase II^3, les quatre corps nucléaires continuent leur évolution. La masse granuleuse interne subit une profonde transformation, en s'accroissant considérablement. Elle prend une texture tellement fine, qu'elle apparaît absolument homogène, avec les grossissements les plus forts. En même temps elle remplit presque

toute la cavité de la membrane périphérique et se creuse au centre d'une petite vacuole (vésicule germinative de Balbiani), contenant quelques fines granulations (fig. 47,). Toute cette masse homogène ne se colore plus du tout par les teintures microchimiques. Un peu plus tard, ces corps nucléaires s'accroissent encore en volume. Dans leur masse homogène apparaissent quelques grosses granulations, en même temps que la petite vacuole centrale s'efface (fig. 48,). Les quatre corpuscules d'origine postérieure poursuivent également leur évolution. Trois d'entre eux s'atrophient et se résorbent. Cette résorption se fait par condensation de leur masse centrale dans une large vacuole (fig. 48, *v*), comme nous l'avons vu pour les corpuscules de rebut. Le quatrième corpuscule, au contraire, s'accroît et devient presque aussi volumineux que les corps nucléaires (fig. 48, *m*). Il se compose alors d'une membrane périphérique très distincte et d'une masse en occupant toute la cavité, sous la forme de traînées plasmiques spongieuses et peu denses. Les teintures microchimiques y colorent des granulations de chromatine isolées et éparses. Ce corpuscule, ainsi développé, représente le nouveau micronucleus, duquel dériveront par divisions binaires les micronucleus de tous les futurs rejetons de l'ex-conjugué. J'ai suivi cette évolution du nouveau micronucleus sur près d'une centaine d'ex-conjugués, toujours avec les mêmes résultats[1].

Nous arrivons ainsi à la phase H^4, dernière étape de cette longue évolution. Pendant cette phase, les corps nucléaires s'accroissent encore un peu (fig. 49,) et leur substance fondamentale acquiert

[1] Bütschli, au contraire (*Studien*, etc., p. 91-95, et *Protozoa*, p. 1625-26), décrit cette évolution d'une façon tout autre. Mais cette divergence s'explique aisément, par une confusion du savant professeur d'Heidelberg, qui a introduit dans la conjugaison du *P. caudatum* des individus appartenant à la conjugaison du *P. aurelia*. Pour moi, les figures 16 et 17, pl. XV de son grand Mémoire, représentent cette dernière espèce pendant et après la première bipartition post-zyzygienne et correspondent à mes figures 27 et 29, pl. XIII. Il me semble d'ailleurs assez improbable, que de jeunes macronucleus, arrivés au développement de la phase H^3, puissent rétrograder et retourner à l'état antérieur de micronucleus. Toutes mes observations, chez les nombreuses espèces étudiées par moi, sont en désaccord

la faculté de se colorer par les teintures microchimiques, mais cependant avec une intensité moins grande, qu'elle ne le fera plus tard. La masse centrale du micronucleus se condense un peu plus.

Arrivés à ce terme, les ex-conjugués, lorsqu'on a eu soin de leur donner une abondante nourriture, sont prêts à exécuter leur première bipartition fissipare post-syzygienne. Cette première division, dans les conditions de température où j'observais (25 degrés centigrades), s'est effectuée chez plusieurs isolés entre vingt-quatre et trente heures après la disjonction. Les Paramécies commencent, en effet, à reprendre de la nourriture trois à quatre heures après la dissolution de la syzygie, et l'accroissement végétatif de leur corps devient bientôt apparent. On remarquera cependant la lenteur de ce premier accroissement; car une Paramécie ordinaire, placée dans les mêmes conditions, se serait fissiparée au moins trois fois. La seconde bipartition arrive également assez lentement. Chez plusieurs isolés, elle ne s'est effectuée que vingt à vingt-quatre heures après la première.

Dans cette première bipartition, le micronucleus unique se divise en deux, et chacun des rejetons emporte avec lui deux des gros corps nucléaires (fig. 50). A la bipartition suivante, nouvelle division du micronucleus et attribution d'un des corps nucléaires à chaque rejeton.

Pendant la période entre la première et la seconde bipartition, ces corpsnucléaires se sont fortement accrus (fig. 51, 52) et ont repris les dimensions normales des nucleus. Les deux rejetons, en sortant de cette seconde bipartition, peuvent donc être considérés

complet avec cette manière de voir. En outre, Balbiani, dans ses recherches de 1882 (*Journal de micrographie*, t. VI, p. 112-115), était arrivé à des résultats qui concordent parfaitement avec ceux que j'ai décrits plus haut, en m'appuyant uniquement sur mes observations personnelles. Je dois cependant ajouter que Bütschli, à propos du *P. bursaria* (*Studien*, p. 85) décrit, comme positivement observée par lui, une rétrogradation nucléaire semblable. Cette observation, à mon avis, demande à être vérifiée, et, si l'avenir doit la confirmer, je crois qu'en même temps on reconnaîtra que cette évolution rétrogressive avait pour cause le manque de nourriture, dont les Infusoires isolés par Bütschli me paraissent avoir beaucoup souffert.

comme des Paramécies revenues à l'état d'organisation normale de leur type. On trouve encore dans leur corps des fragments nucléaires, provenant du nucleus primitif, quelque temps après cette seconde bipartition ; mais ils ne tardent pas à disparaître complètement, comme le prouve la figure 52, représentant un individu tué quatre-vingt-dix heures après la disjonction et vingt-quatre heures après la seconde bipartition.

Il peut arriver parfois que, dans la première bipartition, il n'y ait pas répartition égale des nouveaux corps nucléaires entre les deux rejetons. Ainsi, voici figures 53 et 54, les deux rejetons d'un ex-conjugué, qui ont été tués quelques heures après la première bipartition. Dans l'un nous ne trouvons qu'un gros corps nucléaire, et dans l'autre, trois corps un peu plus petits. Les fragments nucléaires, encore tous présents, sont au nombre de vingt dans le second et de vingt-quatre dans le premier.

Comment s'effectue la disparition de ces fragments ? Pour répondre clairement à cette question, il nous faut distinguer deux cas. Dans le premier cas, pris pour type de la description générale précédente, les Paramécies, abondamment pourvues de nourriture, s'accroissent et se fissiparent assez rapidement. Les fragments nucléaires disparaissent par résorption et peut-être aussi par élimination avec les fèces. Cette élimination exige un temps assez long, puisque nous retrouvons encore des fragments nucléaires dans le corps des rejetons à la seconde génération, plus de soixante heures après la disjonction (fig. 51). La preuve, qu'il y a bien élimination et non réincorporation des fragments avec les nouveaux nucleus, est fournie par la figure 50, représentant un rejeton de la première bipartition, quarante heures après la disjonction. Nous comptons, en effet, à l'intérieur de son corps trente fragments nucléaires, chiffre représentant la moitié de la quantité maximum à laquelle ces fragments peuvent atteindre. Il est donc bien certain que chez ce rejeton les nouveaux nucleus se sont accrus et développés jusqu'à ce moment, sans rien emprunter aux fragments. Je n'ai pas vu trace

d'incorporation de ces derniers sur d'autres rejetons, tués à des âges encore plus avancés.

Il n'en est plus de même avec les ex-conjugués placés dans un milieu dépourvu de nourriture, comme cela arrive le plus ordinairement dans les épidémies de conjugaison, apparaissant dans nos petits aquariums. Ces épidémies, nous le savons, ne se développent que par suite de l'épuisement des aliments. Dans ce second cas on peut s'assurer, avec toute l'évidence possible, que de nombreux fragments nucléaires viennent s'accoler et s'incorporer aux nouveaux noyaux (fig. 55, 56). Tous ne suivent cependant pas ce sort, car on en trouve également en voie de résorption dans une vacuole digestive (fig. 55, 56 *v*). Les fragments conservés s'accolent aux noyaux, puis s'enfoncent dans la substance de ces derniers tout d'une pièce. Ils ne s'y fusionnent qu'après quelque temps, de sorte qu'on peut observer des noyaux contenant plusieurs de ces fragments encore nettement distincts, comme dans les exemples dessinés ici.

Le manque de nourriture exerce encore une autre influence modificatrice sur la marche de la dernière phase du stade H. Cette disette d'aliments retarde, en effet, indéfiniment la première bipartition ; ce retard n'empêche pas le développement des quatre nouveaux corps nucléaires, qui, comme nous venons de le voir, absorbent et s'incorporent une grande partie des fragments du nucleus primitif. Ils peuvent ainsi atteindre à leur accroissement normal; mais ensuite, comme la division fissipare de la Paramécie qui les contient, ne se produit pas, ils se tassent les uns contre les autres, en s'accolant, et finissent par s'unir complètement et se fusionner (fig. 57, 58).

Cette fusion de noyaux n'a rien d'anormal et de pathologique, ainsi que Balbiani le croit [1]. Elle est simplement le résultat d'un retard dans l'accroissement végétatif et la multiplication par fissiparité. Les Paramécies, avec noyaux ainsi fusionnés, replacées dans un milieu riche en aliments, s'accroîtraient et se multiplieraient en

[1] *Journal de micrographie*, t. VI, 1882, p. 113.

suivant la marche régulière et habituelle de ces phénomènes. Les cas de fusions nucléaires ne sont d'ailleurs pas rares dans le monde vivant. Il suffit de rappeler ceux que Strasburger a si bien décrits dans la formation de l'endosperme des végétaux supérieurs [1]. Ces cas peuvent d'autant mieux se comparer à celui des Paramécies, qu'ils sont également le résultat d'un arrêt de développement. Nous retrouverons d'ailleurs des copulations nucléaires semblables chez les ex-conjugués de l'*Euplotes patella.*

Nous voici arrivés au terme de cette longue évolution fécondatrice. Je crois l'avoir observée et suivie pas à pas, dans toutes ses phases, sans y laisser la moindre lacune. Il me reste à décrire quelques cas anormaux, qui me paraissent mériter d'être signalés.

Le 4 septembre, je tuai et préparai les deux ex-conjugués d'un même couple, le premier quatre heures un quart et le second cinq heures après la disjonction, c'est-à-dire en H[1]. Dans le premier je trouvai seize corpuscules nucléaires nouveaux (fig. 59), et dans le second, le chiffre normal huit.

On peut s'expliquer les seize corpuscules du premier de deux façons : 1° en admettant que le stade de division G s'est répété trois fois au lieu de deux, et dans cette alternative le développement normal ultérieur est très possible ; 2° en supposant qu'il n'y a pas eu copulation et fusion entre les pronucleus et que chacun d'eux a évolué normalement pour son compte. Que le pronucleus femelle isolé puisse ainsi évoluer, nous en trouverons plus loin la preuve, en décrivant les accouplements avortés chez l'*Euplotes patella.* Que le pronucleus mâle, après son introduction dans son nouvel hôte soit, pour une cause quelconque, demeuré isolé et ait cependant continué à évoluer et à se multiplier, cette hypothèse n'a rien d'inadmissible. On pourrait d'ailleurs l'appuyer sur des observations parfaitement analogues faites par Fol [2] et les frères

[1] *Zellbildung und Zelltheilung*, 3e édit., 1880, p. 24-27, 316, 340 et 356. — *Id.*, *Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche*, 1888, p. 48.

[2] *Recherches sur la fécondation*, etc., 1879, p. 116 et 197.

Hertwig[1] sur les noyaux spermatiques des Astérides et des Oursins. Mais je suis persuadé que, dans le cas des Paramécies comme dans celui de ces Métazoaires, ce premier essai de développement ne tarderait pas à s'arrêter et aboutirait finalement à la mort de l'ex-conjugué, par atrophie totale de l'appareil nucléaire. Il n'est pas très rare, en effet, de trouver dans les vases où de nombreuses conjugaisons ont eu lieu des Paramécies semblables aux deux dont je reproduis le dessin ici (fig. 60, 61). Chez la première, le nucleus, réduit en fragments, existe seul, et, chez la seconde, un seul fragment subsiste encore. Impossible de distinguer chez l'une ni l'autre la moindre trace du micronucleus ou de ses produits. Pour moi, ces deux individus sont des ex-conjugués à fécondation avortée et qui allaient périr lentement par atrophie nucléaire complète. Mais je n'insiste pas plus longuement ici sur ces atrophies de noyaux, au sujet desquelles il nous faudra revenir dans les résultats généraux.

Le couple dessiné figure 62 peut nous aider à comprendre ces avortements. Dans le conjoint de droite on voit, près de la région buccale, deux éléments micronucléaires dont l'un, le plus gros, a complètement l'aspect et les dimensions d'un noyau mixte de copulation, tandis que l'autre ressemble à un pronucleus mâle. Dans le conjoint de gauche existe un seul élément micronucléaire parfaitement semblable à un pronucleus femelle, attendant la fécondation. Je pense donc qu'il y a eu fécondation chez le premier conjoint, mais que son propre pronucleus mâle n'a pas été échangé et que, par conséquent, l'autre conjoint est demeuré non fécondé. Ce dernier, après la disjonction, aurait été nécessairement condamné à périr par atrophie nucléaire, comme les deux individus décrits plus haut.

Voici encore, figure 63, un autre couple, chez lequel il semble que les pronucleus mâles se soient copulés et soudés l'un à l'autre. Il est fort probable que cette conjugaison eût également avorté.

[1] *Ueber den Befruchtungs und Teilungsvorang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer agentien*, 1887.

Quand on étudie une épidémie de conjugaison d'une durée un peu longue, on remarque que, vers la fin de cette durée, les cas de conjugaisons avortées deviennent de plus en plus fréquents. Ainsi, dans celle que j'ai étudiée, les premiers accouplements apparurent dans les premiers jours d'août. Pendant les trois à quatre premières semaines, tous les couples, que j'isolai et que je tuai, se comportèrent normalement. Mais il n'en fut pas de même à partir des derniers jours d'août et des premiers de septembre. Je trouvai alors de nombreux couples, avec tous les caractères précurseurs de l'avortement. Je cite, comme exemple, trois couples isolés le 4 septembre et dont les six ex-conjugués furent tués respectivement : un immédiatement après la disjonction, deux après une demi-heure, un après une heure et demie, un après trois heures et un après sept heures. Chez tous les six je trouvai le nucleus primitif à un état d'évolution correspondant avec l'heure à laquelle je les avais sacrifiés ; c'est-à-dire que, chez les plus jeunes, il était au début de son dépelotonnement et, chez le plus âgé, la fragmentation était complètement achevée. Quant au micronucleus et ses produits, il n'en existait pas la moindre trace chez aucun d'eux. Nous reviendrons plus tard sur ces faits, qui relèvent évidemment de la dégénérescence sénile.

Je terminerai cette série d'anomalies, en mentionnant encore un cas observé sur un des ex-conjugués d'un couple isolé le 15 août. Les deux ex-conjugués furent tués environ soixante-cinq heures après la disjonction. Leur développement avait été lent, puisqu'à ce moment ils auraient dû avoir effectué au moins leur première bipartition. Chez l'un d'eux, d'une taille plus grande que son conjoint, je trouvai quatre gros corps nucléaires d'aspect normal, mais ne se colorant pas. Le micronucleus était bien développé. Chez le second (fig. 64) il y avait six corps nucléaires, ayant le même aspect que ceux du premier, mais un peu plus petits. Ils étaient également demeurés incolores. Le micronucleus était bien constitué et on voyait un huitième corpuscule en voie de résorption. Chez les deux ex-conjugués, le nucleus primitif était à l'état de fragmentation

complète. Par cette absence de coloration des nouveaux noyaux il semblerait que ces deux Paramécies en étaient encore à la phase H^3. Mais ce qui nous intéresse surtout, c'est l'existence de six nouveaux noyaux chez l'une d'elles. Ce fait me paraît, en effet, démontrer, qu'il peut arriver dans certains cas que des corpuscules nucléaires d'origine postérieure évoluent et se développent dans le même sens que ceux d'origine antérieure. Le cas est anormal, mais il n'en prouve pas moins qu'il n'existe pas une différence absolument essentielle entre les corpuscules antérieurs et postérieurs.

Ici se termine l'exposé de mes observations personnelles sur le *Paramecium caudatum*. J'ai tenu à les décrire dans leurs détails les plus minutieux, afin de présenter un type complet de l'histoire d'une conjugaison. Nous pourrons être plus bref avec les espèces qui suivront. Mais, avant d'y procéder, il nous faut encore jeter un coup d'œil rapide et critique sur les travaux de mes devanciers.

Le *Paramecium caudatum*, sous le nom inexact de *P. aurelia*, est, en effet, l'espèce qui a servi jusqu'ici le plus souvent pour l'étude de la conjugaison. Dès 1786, le vieux O. F. Müller observe cette conjugaison et la figure exactement[1] dans son aspect extérieur. Il ne se trompe pas sur son interprétation et la considère comme un accouplement sexuel.

Ehrenberg[2], comme Müller, n'en connaît que les phénomènes externes ; mais, par une erreur d'interprétation qui va peser sur la science pendant près de trente années, il considère ces phénomènes comme répondant à une bipartition longitudinale. Les observateurs qui suivent, y compris Stein lui-même dans ses premiers travaux, adoptent cette fausse idée.

C'est à Balbiani[3] que revient l'honneur d'en avoir débarrassé la science d'une façon définitive et d'avoir démontré pour toujours l'exactitude de l'interprétation de Müller. C'est également lui le

[1] *Animalcula infusoria*, 1786, p. 87, pl. XII, fig. 10-12.
[2] *Die Infusionsthierchen*, etc., 1838, pl. XXXIX, fig. VII, 3.
[3] *Phénomènes sexuels*, etc., 1861, p. 66-67, 91-101, 110-115, pl. VII.

premier, qui ait abordé d'une façon un peu approfondie l'étude des phénomènes internes. Il observa et figura très exactement les stades A (fig. 2 et 12 de son mémoire), B^4 et B^5 (fig. 4 et 3), D^2 (fig. 6), E^1 (fig. 5), $\frac{G^3}{2}$ et $\frac{G^4}{2}$ (fig. 7 et 8) H^2 et H^3 (fig. 9 et 10). Mais, par une erreur d'interprétation, non moins malheureuse que celle d'Ehrenberg et tout aussi néfaste pour le progrès de la science, il considéra toutes les formes évolutives du micronucleus et de ses produits, comme représentant le développement de glandes sexuelles mâles et femelles, donnant naissance à des spermatozoïdes et à des ovules. Les nouveaux éléments nucléaires de rajeunissement dérivent, suivant lui, de l'ancien noyau.

C'est sous l'influence de ces fausses idées, que furent publiées les observations de Kœlliker [1], sur les figures duquel nous pouvons reconnaître les phases A^1, A^3 (fig. 4 et 7), B^2 (fig. 5), C^2 (fig. 6) et H^3, H^4 (fig. 10-16).

Stein, dans l'introduction du second volume de son grand ouvrage [2], consacre d'assez longues pages à la conjugaison du *P. caudatum*. Malheureusement ses descriptions ne sont pas accompagnées de figures. Il nous affirme cependant avoir vu toutes les phases représentées par Balbiani pendant l'état de syzygie. Quant à la période de reconstitution H, il est trop peu précis, pour nous permettre de savoir bien exactement ce qu'il en a vu. Sa théorie sexuelle, bien qu'un peu différente, est aussi fausse que celle de Balbiani.

Bütschli, en réagissant énergiquement contre les théories de Balbiani et de Stein et en les réfutant, s'est occupé à deux reprises différentes du *P. caudatum*; une première fois, en 1873 [3], et la seconde, dans son grand mémoire de 1876 [4]. Comme il n'a pas publié toutes les figures de ses observations, il n'est pas toujours facile de déter-

[1] *Icones histologicæ*, 1864, p. 18-19, pl. II, fig. 4-16.
[2] *Der Organismus*, t. II, 1867, p. 88 et suiv.
[3] *Archiv für Mikr. Anat.*, t. IX, 1873, p. 662, pl. XXVI, fig. 8 et 9.
[4] *Studien*, etc., 1876, p. 87-98, pl. XV, fig. 8-16.

miner exactement ce qu'il a vu. En combinant les descriptions de son texte avec ses figures publiées, il m'a paru qu'il devait avoir observé une partie, sinon toutes les phases des stades A, B, C, $\frac{G}{1}$, $\frac{G}{2}$ et H. Mais, comme nous l'avons déjà dit dans l'introduction historique, son plus grand mérite est d'avoir reconnu, dans ces phases, de simples étapes de divisions nucléaires et d'avoir ainsi réduit à néant toute la théorie sexuelle de Balbiani.

Engelmann a publié [1], simultanément avec Bütschli, des observations assez détaillées sur notre infusoire. Elle ne sont malheureusement pas accompagnées de figures. Sa description est divisée en petits paragraphes numérotés, chacun des numéros indiquant l'ordre de succession des phases, tel qu'Engelmann l'a compris. Je rétablis ici l'ordre réel, en montrant la concordance des numéros d'Engelmann avec mes stades. Il a observé A^1, A^2, A^3 (numéros 1, 2, 4), B^2 (numéro 3) C^2, C^3 (numéro 5) D^1 (numéro 6) D^2 (numéros 3 et 7). Quant à ses numéros 8 à 14, qui correspondent aux phases après disjonction, il est assez difficile de préciser leur ordre exact ; car Engelmann n'y a pas su distinguer les produits du nouveau nucleus mixte de copulation. Tout ce qu'on en peut dire, c'est qu'il faut les placer dans les stades G et H.

Balbiani est revenu de nouveau, en 1882, à l'étude de notre infusoire [2]. Éclairé par les travaux de Bütschli et d'Engelmann, il a revu tous les stades constatés par ces deux observateurs et n'apporte de nouveau que quelques détails accessoires dans le stade H. Il affirme l'échange entre les deux conjoints d'un corpuscule micronucléaire ; mais sans en fournir la preuve.

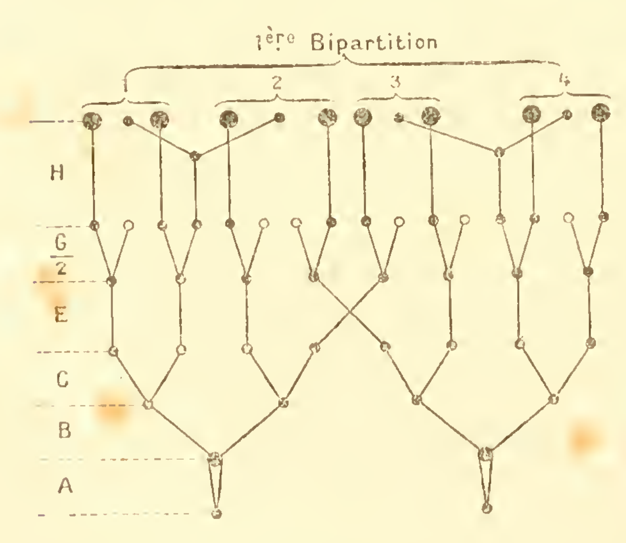
En 1884, Jickeli publie dans le *Zoologischer Anzeiger* [3] une note assez intéressante, dans laquelle nous trouvons de nouveau l'affirmation d'un échange de corpuscules micronucléaires. Sa descrip-

1 *Morphologisches Jahrbuch*, 1876, t. I, p. 604-612.
2 *Journal de micrographie*, t. VI, 1882, p. 110.
3 *Zoologischer Anzeiger*, t. VII, 1884, p. 494

tion est trop courte, pour savoir s'il a réellement observé ce phénomène important.

La démonstration de Jickeli était, en effet, si peu convaincante, que, deux ans plus tard, nous voyons Gruber, sur la foi d'observations nouvelles [1], soutenir énergiquement le contraire. Le travail de Gruber est accompagné de nombreuses figures, d'après lesquelles nous pouvons voir qu'il a observé la première phase de A (fig. 1, 2, 3), B^4 (fig. 4), C^1, C^2, C^4 (fig. 14, 5, 15), D^2, D^4 (fig. 28, 29, 30). Ses figures 6 à 12 appartiennent très probablement au stade E, mais sont déformées par le mode défectueux de préparation. Nous trouvons ensuite $\frac{G^1}{2}$, $\frac{G^4}{2}$ (fig. 16, 17), puis toutes les phases de H (fig. 18-27).

En terminant cette revue historique j'ajouterai encore une remarque générale, s'appliquant à tous les travaux cités ici. Dans tous, sans aucune exception, les stades de division antérieurs à l'échange des pronucleus sont confondus avec les stades de division postérieurs à cet échange. Il en résulte que, si nous voulions résumer sous forme schématique tous ces résultats, tels que les auteurs de ces recherches les ont conçus eux-mêmes, voici le schéma qui y répondrait :



On voit immédiatement combien ce schéma diffère de celui que j'ai publié pour la première fois au mois de septembre 1886 [2] et sur lequel toute l'évolution fécondatrice se trouve figurée sans lacune. Sur le schéma ici présent, les stades D, F, $\frac{G}{1}$ manquent tota-

[1] *Berichte der Naturf. Gesells. zu Freiburg im B.*, t. II, 1884, p. 43-60, pl. 1 et 2.

[2] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CIII, 1886, p. 482-484. Voir plus haut, page 185.

lement, et les huit nouveaux corpuscules nucléaires de la fin dérivent immédiatement du micronucleus primitif, par trois divisions successives et directes.

V. PARAMECIUM AURELIA.

Pl. XII et XIII, fig. 1-33.

Autant le *P. caudatum* est favorable à l'étude de l'évolution fécondatrice, autant le *P. aurelia* présente de difficultés, faites pour rebuter les commençants. C'est avec lui que je débutai dans mes recherches et, tout d'abord, j'y avançais si peu et si péniblement, que je fus plusieurs fois tenté de tout abandonner. Ce n'est pas qu'il soit difficile de se procurer cette Paramécie. Elle est au contraire des plus communes, et rien n'est plus aisé que de la faire multiplier en très grand nombre, dans les petits aquariums de chambre. Partout où elle se trouve, elle pullule immédiatement, dès que des détritus végétaux entrent en putréfaction. Lorsqu'elle s'est ainsi multipliée, elle ne tarde pas à s'accoupler et, en employant la méthode de l'isolement par groupes, sur préparations placées en chambre humide, on peut s'en procurer des conjugaisons, autant que l'on désirera. Elle s'accouple d'ailleurs presque aussi aisément à l'état libre dans les aquariums. C'est bien certainement une des espèces qui se rencontrent le plus fréquemment à l'état conjugué.

La difficulté de son étude a pour cause la grande petitesse de ses micronucleus et de leurs produits. Les meilleurs objectifs, doués des plus forts grossissements, sont ici de nécessité absolue. J'ai employé, pour fixer et préparer ces organes si délicats, à peu près tous les réactifs connus. Les préparations enfermées dans le baume du Canada, après coloration, ne m'ont rien donné de bon. Les éléments micronucléaires y deviennent beaucoup trop transparents. Finalement je me suis arrêté au procédé décrit plus haut pour le *P. caudatum*, dont j'ai obtenu les meilleurs résultats. Je tue donc et fixe cette espèce avec le sublimé à 1 pour 100, la colore par le vert de méthyle acidulé et

l'enrobe dans la glycérine. Ces préparations se conservent bien, et aujourd'hui, après deux ans de durée, elles sont encore très propres à l'étude.

Je n'ai pas constaté chez cette Paramécie, comme chez la précédente, un rapport entre les heures de la matinée et le moment de ses accouplements. N'ayant pas encore l'esprit éveillé sur cette particularité, comme cela m'est arrivé plus tard avec d'autres espèces, je n'y ai pas donné toute l'attention voulue, pour me permettre d'être absolument affirmatif. Tout ce que j'en puis dire, c'est que sur chacune de mes préparations, qui ont été faites à peu près à toutes les heures de la journée, on trouve côte à côte presque tous les stades de la conjugaison. En outre, j'ai vu plusieurs fois, par observation directe, des unions se faire jusque dans les heures les plus tardives de l'après-midi. Enfin, des couples isolés se sont disjoints à des heures de la journée très diverses.

J'ai déterminé l'action de la chaleur sur la durée des phénomènes fécondateurs avec des températures différentes. Au mois d'août, avec 25 degrés centigrades, les syzygies duraient une douzaine d'heures, et la première bipartition arrivait de trente à trente-cinq heures après la disjonction. Au mois de décembre, avec 15 à 16 degrés centigrades, les syzygies se prolongèrent pendant vingt-deux à vingt-quatre heures et la première bipartition s'effectuait quarante-cinq heures plus tard. Ces durées sont données pour des couples placés dans des milieux bien pourvus d'aliments ; mais lorsque ceux-ci font défaut, la seconde de ces périodes peut se prolonger longuement. J'isolai, le 9 décembre, un couple dans une goutte d'eau de pluie bien pure. La disjonction s'effectua à sept heures du soir ; les ex-conjuguées mesuraient 125 μ. Je les observai les 10, 11 et 12, sans apercevoir aucun changement. Leur taille était toujours la même. Ce dernier jour j'ajoutai à la préparation une gouttelette de farine cuite. Dès le lendemain, leur taille s'accrut et, le 14 au matin, elles mesuraient 150 μ. A une heure après-midi elles fissiparèrent pour la première fois, cent quinze heures après leur disjonction. La tempéra-

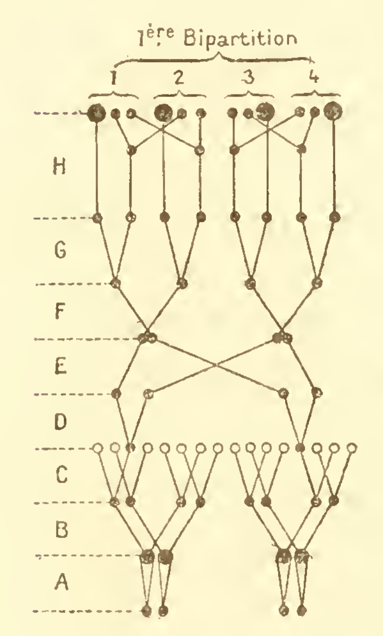
ture de 15 à 16 degrés était la même que pour les cas mentionnés plus haut et cependant la période de reconstitution dura soixante-dix heures de plus.

La position réciproque des conjoints est la même que chez le *P. caudatum*. Ils sont, en effet, accolés longitudinalement, bouche contre bouche et soudés l'un à l'autre en avant et en arrière de cet orifice. Celui-ci n'en demeure pas moins libre et ouvert, et les gamètes continuent tout d'abord à manger, comme si elles étaient libres. J'ai, en effet, observé un couple bien uni, chez lequel le tourbillon alimentaire précipitait dans l'œsophage des bols alimentaires, qui se formaient en se succédant rapidement. Je tuai ce couple et le trouvai au stade B^3. Cet accouplement devait donc déjà durer depuis au moins cinq à six heures. Je pense que la préhension des aliments cesse complètement seulement avec le stade D. Les ex-conjugués recommencent à manger deux à trois heures après la disjonction. Il en résulte que cette espèce, comme la précédente, ne reste pas plus de cinq à six heures (un peu plus, un peu moins, suivant la température) sans prendre d'aliments.

Nous retrouvons encore chez cette espèce une grande réduction dans la taille des individus s'accouplant. Chez le *P. aurelia*, en effet, la longueur peut varier entre 80 et 280 μ. Je n'ai presque jamais observé d'individu conjugué dépassant 145 μ, et il n'est pas rare d'en rencontrer de la taille minimum de 80 μ. C'est entre 110 et 130 μ que la grande majorité des unions s'effectuent. Une seule fois, tout récemment (mai 1889), j'ai rencontré une épidémie de conjugaison, dont les gamètes variaient entre 210 et 230 μ.

L'appareil micronucléaire du *P. aurelia* est représenté par deux petits corpuscules, d'aspect extérieur fort différent de celui du *P. caudatum*. On trouve quelquefois, même à l'état conjugué, mais fort rarement, des individus avec trois micronucleus. Ces corpuscules ont toujours une forme parfaitement sphérique, d'un diamètre de 4 à 6 μ (fig. 1). Ces petites sphères se décomposent en deux zones très nettement distinctes : 1° un noyau central sphérique de subs-

tance opaque et dense, se colorant très vivement par les teintures microchimiques et mesurant en diamètre de 1,5 à 2,5 μ; 2° une couche périphérique, d'aspect clair, presque hyalin et n'absorbant aucune matière colorante. Le noyau représente la chromatine, la couche périphérique, le hyaloplasme. Ces deux substances fondamentales sont donc ici bien plus nettement séparées que chez le *P. caudatum*. Une membrane extrêmement fine existe toujours au pourtour de la couche hyaline. Telle est la structure des deux micronucleus à l'état de repos, pendant lequel ils sont toujours accolés en un point quelconque de la périphérie du macronucleus, souvent enchâssés dans une légère dépression de ce dernier.



Dès que les gamètes se sont unies, leurs micronucleus se détachent et s'écartent du macronucleus. Cet isolement est le premier signe précurseur de leur entrée dans la longue évolution qu'ils vont parcourir. Ils sont, en effet, au seuil du stade d'accroissement A. Bien que je n'aie pas observé chez cette espèce toutes les phases secondaires de ce stade aussi complètement que chez le *P. caudatum*, les figures que j'en donne permettent cependant d'affirmer que leur marche est bien semblable. Nous avons d'abord un accroissement longitudinal (fig. 2), la membrane périphérique se soulevant en partant d'un point fixe, ou pôle postérieur. La chromatine tend à devenir finement granuleuse, en se gonflant pour suivre l'extension de la membrane périphérique. Elle semble fixée par un point d'attache au pôle postérieur. Avec la phase 2 (fig. 3), cet accroissement s'est continué et nous retrouvons une forme absolument identique à celle déjà vue chez le *P. caudatum* à la même phase. Les micronucleus se sont fortement allongés, tout en continuant à se gonfler. Les deux pôles se sont effilés et montrent déjà une tendance à se courber en

croissant. Le plasma interne forme de longues traînées qui, partant du pôle postérieur, s'étalent en rayonnant dans toute la cavité micronucléaire. Ces traînées deviennent de moins en moins denses, en s'éloignant du pôle fixe. Enfin, à la phase 3 (fig. 4, 5, 6), les micronucleus prennent la forme de longs croissants plus ou moins recourbés, avec le plasma interne condensé en une longue traînée le long du bord interne du croissant. Je n'ai pas observé la quatrième phase de condensation de ces croissants et leur retour à la forme fuselée, phase de début du premier stade de division B (fig. 7).

Pendant les deux stades de division B et C (fig. 7, 8, 9) nous remarquons, d'une façon encore plus accentuée que chez l'espèce précédente, l'absence de synchronisme dans l'évolution des éléments micronucléaires des deux conjoints et même entre ceux d'un même conjoint. J'ai choisi de préférence, pour la reproduction, les figures où cette discordance était la plus évidente, afin d'avoir, en quelques figures, le plus grand nombre des formes de division des micronucleus. Ces états discordants ne sont pas de règle absolue; mais ils n'en sont pas moins très fréquents. Jamais cependant je n'ai vu un stade primaire empiéter sur l'autre. Le synchronisme semble donc se rétablir de lui-même, avec le passage d'un stade à l'autre.

A la fin du stade C nous trouvons huit corpuscules micronucléaires dans chacun des conjoints (fig. 10). Ces huit corpuscules sont parfaitement identiques entre eux, et l'examen le plus minutieux ne laisse discerner chez aucun d'eux la moindre différence de structure, de volume et de composition. Ici, comme chez l'espèce précédente, c'est encore le hasard de la position qui décidera de leur sort futur. Sept d'entre eux vont, en effet, passer à l'état de corpuscules de rebut et disparaître en se résorbant. Un seul persistera et continuera l'évolution fécondatrice. Ce corpuscule privilégié est toujours celui d'entre eux, que le hasard a placé le plus près de l'orifice buccal. A la fin du stade C on distingue toujours dans chacun des conjoints un corpuscule parfaitement semblable aux

autres, mais placé pour ainsi dire un peu à l'écart, dans le voisinage de la bouche (fig. 10). Ce corpuscule ne tarde pas à s'accroître et se distingue dès lors par un volume un peu plus fort que ses congénères encore existants (fig. 11). Les sept corpuscules de rebut se désorganisent, en s'atrophiant, pour former d'abord de petites masses sphériques homogènes, enfermées dans une vacuole et se colorant par les teintures. Ces petites sphères se résorbent peu à peu et disparaissent complètement, très probablement par une sorte de digestion dans le cytoplasme ambiant (fig. 11, 12, 13).

Pendant cela, le corpuscule persistant continue à évoluer, en suivant les phases de division du stade D (fig. 12 et 13). Il se dédouble ainsi et donne naissance au pronucleus femelle et au pronucleus mâle. Ce dernier, destiné à être échangé entre les deux conjoints, demeure fixé près de la bouche, tandis que l'autre est toujours à une petite distance en dedans du corps, mais au même niveau (fig. 13) que la bouche. Ici, encore, comme chez le *P. caudatum*, on peut constater la situation, en un plan un peu plus élevé, du pronucleus mâle de droite, au-dessus du pronucleus mâle de gauche.

Le mouvement d'échange est plus difficile à suivre ici que chez le *P. caudatum*. Cependant on observe fréquemment des couples comme celui dessiné figure 14. Les deux pronucleus mâles sont logés entre les deux ouvertures buccales et l'un (pronucleus de droite) toujours situé au-dessus de l'autre (pronucleus de gauche). Enfin on trouve la phase 2 (fig. 15), dans laquelle le pronucleus de droite, conservant toujours sa position supérieure, est déjà à peu près passé entièrement dans le corps du conjoint de gauche, tandis que le pronucleus inférieur a suivi la marche inverse et est passé de gauche à droite.

Pendant cet échange, les pronucleus femelles se sont rapprochés de l'orifice buccale. Ils se trouvent donc de suite en contact avec les nouveaux pronucleus mâles, aussitôt que ceux-ci ont pénétré chacun dans le corps de leur nouvel hôte. La copulation des pronucleus s'effectue comme chez le *P. caudatum*. Ils s'unissent d'abord par leur extrémité postérieure (fig. 16) et la fusion progresse d'arrière en avant, en

les accolant l'un à l'autre longitudinalement. Pendant que cette fusion s'opère, les pronucleus sont déjà passés à l'état de fuseaux fibreux; c'est-à-dire qu'ils sont à la seconde phase du stade de division F, qui vient ensuite. Pendant que l'échange s'effectuait, ils ont donc continué chacun à part à évoluer et se développer dans la voie d'une karyomitose. Il en résulte que le nouveau corpuscule nucléaire d'origine mixte apparaît de suite sous une forme légèrement ovoïde, plus volumineuse que les corpuscules précédents et nettement fibreuse longitudinalement (fig. 17 et 18).

C'est à ce moment que la disjonction s'effectue. Elle doit évidemment commencer à se préparer dès que l'échange des pronucleus mâles est accompli; car on trouve des ex-conjugués libres avec leur nouveau nucleus mixte encore à la phase 2 (fig. 18). Chez d'autres couples, la disjonction retarde un peu plus et on les trouve encore plus ou moins unis, avec des nucleus aux phases 4 et 5 (fig. 19, 20). En tout cas elle est toujours complètement achevée avec la fin du stade F.

Le nouveau nucleus d'origine mixte continue son évolution sans arrêt et traverse les deux stades de divison F et G (fig. 18-22), donnant ainsi naissance à quatre corpuscules nucléaires. Pendant la seconde de ces divisions, les tubes et filaments connectifs, développés pendant les phases 4 et 5, atteignent une longueur notablement plus grande que dans les autres stades de division (fig. 22). En même temps ils sont toujours exactement orientés parallèlement à l'axe longitudinal du corps de l'ex-conjuguée. Il en résulte que les corpuscules nucléaires, attachés à leurs extrémités, se trouvent refoulés, deux dans la région antérieure et deux dans la région postérieure du corps de l'ex-conjuguée. Il n'est pas rare de rencontrer, sur les préparations, des individus, comme celui dessiné figure 23, avec les corpuscules nucléaires divisés ainsi en deux groupes et, entre eux, les tubes connectifs détachés en voie de résorption.

A ce moment, ces quatre nouveaux corpuscules nucléaires sont complètement identiques les uns aux autres et rien dans leur forme,

leur volume ou leur structure, ne distingue ceux de l'avant de ceux de l'arrière. Leur forme est celle de petites sphères régulières, mesurant à peine 4 μ en diamètre. Ces sphères se composent d'une membrane périphérique nettement distincte et, en dedans, d'une trame de hyaloplasme très lâche et très peu apparente, dans laquelle sont suspendues irrégulièrement des granulations de chromatine.

Mais il ne tarde pas à se produire une différenciation de développement entre ces corpuscules et, quelques heures plus tard, on les retrouve avec des structures déjà bien modifiées (fig. 24). Chez ceux de l'arrière, la chromatine s'est réunie et condensée en une masse unique, occupant le centre de la petite sphère, qui ne s'est pas accrue. Nous reconnaissons là des micronucleus nettement caractérisés. Leur développement est complètement achevé et, désormais, ils demeureront inertes et n'éprouveront plus aucune modification, jusqu'à la prochaine bipartition fissipare. Les corpuscules antérieurs, eux, au contraire, se sont accrus et mesurent 5 à 6 μ. Les granulations de chromatine se sont pour ainsi dire fondues dans la fine trame hyaloplasmique, de sorte que toute sa masse se colore légèrement d'une façon diffuse par les teintures. Ces corpuscules, dont l'évolution va se continuer, représentent les futurs noyaux. Nous voyons donc chez le *P. aurelia*, comme chez le *P. caudatum*, la différenciation en nucleus et micronucleus déterminée uniquement par la différence de position, les corpuscules antérieurs évoluant toujours en nucléus, les corpuscules postérieurs subissant au contraire un arrêt de développement et revêtant la structure et la forme micronucléaire.

Les deux nouveaux corps nucléaires continuent à s'accroître, et, dix-huit à vingt-quatre heures après la disjonction, suivant les conditions de température et d'alimentation, on les retrouve mesurant 10 μ, avec des formes plus ou moins anguleuses (fig. 25). La membrane d'enveloppe est toujours très nettement distincte et séparée par une mince zone claire de la masse centrale. Celle-ci est devenue plus dense et plus opaque, et ne se colore plus par les

teintures microchimiques. A cette troisième phase je n'ai pas observé de petite vacuole centrale, semblable à celle que nous avons décrite chez le *P. caudatum*, au même moment. Il est fort possible cependant qu'elle existe, car je n'ai examiné qu'un petit nombre d'individus en cet état, et la vacuole aura bien pu m'échapper. A cette phase, les micronucleus viennent toujours se grouper auprès des deux nouveaux noyaux.

Enfin, pendant la quatrième et dernière phase, les nucleus, continuant à s'accroître, arrivent à atteindre un diamètre de 18 μ (fig. 26 et 27). Leur membrane est toujours légèrement séparée de la masse centrale par une zone claire. La masse centrale est devenue colorable par les teintures. Quelquefois on trouve sa région centrale occupée par des granulations assez fortes et également colorées ; d'autres fois elle est homogène dans toute son étendue, sauf quelques granulations plus fortes disséminées irrégulièrement dans toutes ses parties. La durée de cette phase, ainsi que nous l'avons dit plus haut, peut se prolonger plus ou moins longtemps, suivant la température et surtout suivant les conditions d'alimentation où se trouveront placées les ex-conjuguées.

Avec la fin de cette phase, les Paramécies sont prêtes à exécuter leur première bipartition fissipare. Par une température de 16 degrés centigrades et avec une bonne alimentation, cette première division arrive quarante-cinq à cinquante heures après la disjonction. J'ai dessiné, figures 27 et 28, deux de ces ex-conjuguées, tuées pendant leur division. Chez la première, nous voyons déjà les deux bouches nettement distinctes. Les deux micronucleus ont pris la forme de longs fuseaux fibreux, tandis que les nouveaux nucleus paraissent être demeurés inertes. Aucun étranglement circulaire du corps n'est encore visible. Chez la seconde, la division est beaucoup plus avancée. On voit un étranglement circulaire très marqué. Les deux bouches se sont très écartées l'une de l'autre. Les micronucleus, au nombre de quatre, sont groupés deux à deux à chaque extrémité. Ce groupement est le résultat de la division en

deux des deux micronucleus primitifs. Les deux nouveaux nucleus tendent à se répartir un dans chaque moitié. Chaque rejeton emporte donc un des nouveaux noyaux de rajeunissement avec lui, ainsi que nous le constatons sur la figure 29. Elle représente un des rejetons de la première bipartition d'une ex-conjuguée. Ce rejeton a été tué environ vingt-quatre à vingt-huit heures après cette première bipartition et soixante-douze heures après la disjonction. Le nucleus s'est encore accru et mesure 35 μ dans son plus grand diamètre. Avec ses deux micronucleus accolés sur son côté, il a complètement l'aspect d'un nucleus ordinaire. Ses dimensions seules sont encore trop faibles. Ce n'est qu'après la seconde bipartition, qu'on retrouve des rejetons avec des nucleus à dimensions normales, mesurant 50 à 60 μ.

Cette seconde bipartition se produit, avec une température de 16 degrés centigrades, trente-deux à trente-trois heures après la première. Ce laps de temps est encore fort exagéré, car un *P. aurelia*, à l'état ordinaire, ne sortant pas de conjugaison, se bipartitionnerait au moins deux fois dans ce temps. La marche habituelle des bipartitions reparaît avec la troisième. Je crois que la longue durée entre les deux premières bipartitions a pour cause l'état encore rudimentaire des nouveaux nucleus. Il semble, en effet, fort probable que les divisions s'effectuent seulement lorsque les nouvelles masses nucléaires ont pu atteindre à un volume donné. A leur point de départ pour la seconde et surtout pour la première bipartition, elles sont réduites à des dimensions beaucoup au-dessous de celles de l'état végétatif ordinaire; elles ont donc besoin d'un temps beaucoup plus long pour s'accroître jusqu'au volume propre à susciter une division.

Non pas que je veuille dire que l'impulsion primitive de la fissiparité parte directement du nucleus. L'influence de ce dernier agit plutôt d'une façon indirecte, comme organe directeur et excitateur de l'assimilation nutritive du corps cellulaire et, par suite, de son développement végétatif. Cette action doit évidemment être d'autant

plus énergique et active, que le nucleus est plus développé. Mais lorsque le corps cellulaire, autrement dit l'organisme unicellulaire, est arrivé à son maximum d'accroissement, il se divise de lui-même, le nucleus ne jouant plus dans cet acte qu'un rôle passif et consécutif. Les premiers signes de la division du corps cellulaire apparaissent, en effet, toujours assez longtemps avant que le noyau laisse voir la moindre modification. Lorsqu'une division fissipare doit se produire, c'est donc du cytoplasme que part la première impulsion.

Les deux nouveaux nucleus demeurent-ils toujours indépendants l'un de l'autre et ne peuvent-ils pas, dans certains cas, se fusionner ensemble, comme nous l'avons constaté chez le *P. caudatum*? Je n'ai pas d'observation directe répondant à cette question. Ce qui est bien positif, c'est qu'ils peuvent rester longtemps isolés l'un à côté de l'autre, sans se fusionner. Ainsi j'ai dessiné, figure 30, une ex-conjuguée dans cet état, et dans le corps de laquelle il n'existait plus un seul des fragments du nucleus primitif. La disparition totale de ces derniers démontre que cette ex-conjuguée, insuffisamment nourrie pour se fissiparer, devait vivre à l'état libre depuis au moins six jours. Nous verrons, en effet, plus loin que cinq à six jours après la disjonction, on retrouve encore des fragments nucléaires dans le corps des rejetons, descendants d'une ex-conjuguée.

Jusqu'ici nous n'avons encore rien dit du nucleus primitif des gamètes. Il est temps de remonter en arrière et voir ce qu'il devient. Dès les stades B et C, il apparaît tout mamelonné à sa surface, comme s'il était en voie de bourgeonnement (fig. 7-9). Ces mamelons, continuant à s'accroître, prennent pendant le stade D la forme d'excroissances de formes rubanaires, à contours sinueux et repliées sur elles-mêmes, avec les dispositions les plus variées et les plus irrégulières (fig. 10-12). Cette transformation en cordons sinueux s'accentue encore plus fortement pendant le stade E (fig. 14-17), à la fin duquel toute la masse du nucleus ne représente plus qu'un enchévêtrement confus de cordons repliés et contournés sur eux-mêmes. Cet état pelotonné peut, dans certains cas, se prolonger

jusqu'à la fin du stade F (fig. 20) ; mais, dans d'autres cas, j'ai vu la fragmentation, qui le suit, commencer dès le stade E. Cette fragmentation s'effectue rapidement par simple étranglement, et, dès la fin du stade G (fig. 21, 22), le nucleus n'est plus représenté que par des fragments de forme sphérique ou un peu oblongue. Le nombre de ces fragments varie beaucoup d'une ex-conjuguée à l'autre, et j'ai rencontré tous les chiffres possibles depuis 25 jusqu'à 37.

Quel est le sort de ces fragments? Sont-ils tous éliminés? Je n'ai jamais observé de cas démontrant l'incorporation de quelques-uns d'entre eux aux nouveaux nucleus, avec l'évidence que nous avons constatée chez le *P. caudatum*. D'un autre côté, des individus, comme celui dessiné figure 26, mesurant 210 μ, c'est-à-dire arrivé au maximum de sa taille et évidemment très près de fissiparer, et contenant encore quarante-sept fragments nucléaires, chiffre des plus élevés que j'aie compté, cet individu, dis-je, prouve bien que les nouveaux nucleus peuvent aller jusqu'à la première bipartition, sans s'incorporer aucun des fragments. La même démonstration ressort encore de l'observation suivante. En juin 1886, je tuai les quatre rejetons, résultant de la première bipartition des deux ex-conjuguées d'un même couple. Je trouvai les nombres suivants de fragments nucléaires chez ces quatre Paramécies : 1° 19 — 2° 24 — 3° 24 — 4° 29. Additionnés, nous avons quatre-vingt-seize fragments qui, divisés par deux, nous donnent quarante-huit fragments pour chacun des conjoints primitifs, chiffre le plus élevé que j'aie jamais observé. Il est donc bien évident, que les nouveaux nucleus de ces quatre rejetons se sont reconstitués et développés, sans que les fragments nucléaires y aient pris part.

En est-il encore de même dans les périodes d'accroissement végétatif, succédant à cette première division, et en particulier lorsque l'alimentation est peu abondante et que les Paramécies ne s'accroissent qu'avec lenteur? Je n'oserais plus être aussi affirmatif. J'ai, en effet, constaté que les fragments nucléaires peuvent persister longtemps dans le corps des Paramécies, en conservant leur structure

parfaitement intacte. Ainsi, le 6 décembre, j'ai tué et préparé neuf des seize rejetons issus de la quatrième bipartition d'une ex-conjuguée, disjointe le 1[er] décembre, c'est-à-dire cent vingt heures auparavant. De ces neuf rejetons, quatre n'avaient plus trace de fragments, deux en avaient un; un, deux, et deux, trois. Une ex-conjuguée, maintenue dans de l'eau pure, sans nourriture et sacrifiée cent quinze heures après disjonction, contenait encore trente-trois fragments nucléaires, les nouveaux nucleus étant bien développés. Il peut donc se faire que quelques-uns des fragments se réincorporent aux nouveaux nucleus. Je n'en crois pas moins que la grande majorité d'entre eux est éliminée sous forme de fèces, ou peut-être encore par désorganisation et résorption directe.

Voulant m'assurer expérimentalement si les Paramécies, sortant de conjugaison, jouissaient d'une puissance de multiplication plus grande, j'ai fait des cultures : d'une part avec des ex-conjuguées, dont l'une a été suivie jusqu'à la quarante-sixième génération; d'autre part, avec des Paramécies extraites de vases, dans lesquels n'était encore apparue aucune syzygie. Les unes et les autres, placées dans les mêmes conditions de température et pourvues des mêmes aliments, se sont accrues et multipliées, sans qu'il me fût possible de constater la moindre différence dans la marche successive de leurs bipartitions. Il n'y a donc pas accroissement de la faculté fissipare après la conjugaison.

Arrivés au terme de la conjugaison du *P. aurelia*, il ne nous reste plus qu'à examiner quelques cas anormaux, qui m'ont paru assez intéressants pour être signalés.

La figure 31 représente une ex-conjuguée au stade H^4, avec quatre nouveaux nucleus et quatre micronucleus. On peut expliquer cette anomalie, en supposant que, dans ce cas, il y a eu, comme chez le *P. caudatum*, redoublement du stade G et que les huit corpuscules, en résultant, ont évolué suivant la marche normale de l'espèce.

La figure 32 représente un couple que je considère au stade D^4. Le conjoint de droite ne contient plus que des corpuscules micro-

nucléaires en voie de régression ; l'autre, au contraire, en outre de ces derniers, renferme deux beaux corpuscules à la phase 4 de leur division. Je crois expliquer cette anomalie, en admettant qu'il s'est produit un mouvement d'échange anticipé, entraînant, du conjoint de droite dans celui de gauche, les deux corpuscules micronucléaires du stade D.

Enfin, avec la figure 33, nous voyons un couple au début de la conjugaison, dont les deux conjoints renferment chacun deux nucleus. Ce cas me paraît assez embarrassant, à moins d'admettre qu'il représente deux ex-conjuguées, n'ayant pas effectué leur première bipartition par faute de nourriture, et s'étant de nouveau unies. J'avoue que deux accouplements se succédant ainsi directement, et avant que l'effet du premier soit complètement achevé, me paraissent chose bien surprenante.

Je n'ai pas d'historique de travaux antérieurs à faire ici, car avant la Note, que je communiquai à l'Académie dans sa séance du 16 septembre 1886[1], personne n'avait encore fait d'observations sur la conjugaison du *P. aurelia.*

VI. PARAMECIUM BURSARIA.

Pl. XIII et XIV, fig. 1-21.

Mes observations, sur cette espèce, ne sont malheureusement pas aussi complètes que chez les deux précédentes. Je n'ai étudié sa conjugaison qu'une fois, accidentellement et assez longtemps avant que j'eusse commencé mes recherches méthodiques et suivies sur la fécondation des Ciliés. Je ne pratiquais pas encore les méthodes d'isolement et d'élevage que j'ai suivies plus tard. Je n'eus d'ailleurs qu'un nombre relativement faible de syzygies à ma disposition. De là l'état incomplet et fragmentaire sous lequel je présenterai cette conjugaison.

Mes préparations furent fixées avec l'acide chromique à 2 pour 100,

[1] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CIII, 1886, p. 482.

colorées au picro-carmin, puis incluses dans le baume du Canada, après déshydratation par les alcools gradués. Aujourd'hui encore, après plus de quatre ans, elles sont aussi propres à l'étude que le premier jour.

Bütschli recommande vivement le *P. bursaria* comme une des espèces les plus favorables à l'étude de la conjugaison. Son micronucleus est, en effet, encore plus volumineux que celui de *P. caudatum*, et la partie chromatique y est également plus développée. Il en résulte que toutes les phases de la mitose du micronucleus et de ses produits y sont plus faciles à distinguer que chez aucun autre Cilié. Cet avantage est encore augmenté par l'évolution fort simple du nucleus primitif, qui ne se développe et ne se fragmente pas, comme chez les deux autres Paramécies. Mais, d'un autre côté, comme le *P. bursaria* a une puissance de multiplication beaucoup plus faible[1] que ses deux congénères, je doute qu'on puisse s'en procurer aisément des accouplements en aussi grand nombre.

D'après Balbiani, la syzygie de cette espèce durerait cinq à six jours. Bütschli a parfaitement raison de trouver ces chiffres fort exagérés. Il estime cette durée, d'après ses observations faites au mois de mai, entre vingt-quatre et quarante-huit heures. Je puis encore préciser plus exactement cette donnée. Au mois d'avril, avec une température de 20 degrés centigrades, les accouplements duraient de trente à trente-quatre heures.

Voici une observation qui semblerait démontrer que les pulsations de la vacuole contractile sont activées pendant la conjugaison. Sur une préparation se trouvaient quatre couples, avec une douzaine environ d'individus libres. Chez les quatre couples, les pulsations se renouvelaient toutes les quatorze secondes, tandis que chez les Paramécies libres, il s'écoulait dix-neuf secondes entre chaque systole. La température était de 20 degrés centigrades. N'ayant renouvelé cette observation ni chez cette espèce ni chez aucune autre, je la donne ici telle quelle et sans commentaires.

[1] *Archives de zoologie expérimentale*, t. VI, 1888, p. 234.

La cyclose de l'endoplasme se continue pendant presque toute la durée de la syzygie, avec la même activité qu'à l'état libre. On la voit s'arrêter seulement quelque temps avant la disjonction, puis elle recommence environ deux heures après cette dernière ; c'est-à-dire, comme nous le verrons plus loin, lorsque le sex-conjuguées ont repris leur forme normale et reconstitué leur bouche. Je pense, sans pouvoir le certifier autrement, que cet arrêt de la cyclose coïncide avec un phénomène général de rénovation de l'organisme, après la copulation des pronucleus. Dans cette rénovation, ainsi que nous le verrons plus loin, la bouche se réorganise et reprend sa structure normale. Ce serait également avec cette rénovation que coïnciderait le dernier stade de division des nouveaux éléments nucléaires, division à la suite de laquelle s'établit la distinction entre les futurs nucleus et les futurs micronucleus. Je crois que ces trois phénomènes se tiennent et s'enchaînent les uns aux autres par des liens de causalité, dont la raison m'échappe, mais qui ne m'en semblent pas moins fort probables. En tout cas, cet arrêt de la cyclose nous donne une explication mécanique très simple de la disposition longitudinale que prennent toujours les longs boyaux connectifs, qui repoussent aux deux extrémités du corps les noyaux dédoublés de cette dernière division. La cyclose, en se continuant, eût forcément entraîné dans son courant ces boyaux, et les quatre petits noyaux, attachés à leurs extrémités, se seraient trouvés dispersés sans ordre dans l'endoplasme.

Nous ne retrouvons pas ici, pour les individus conjugués, une réduction de taille aussi nettement marquée que chez les deux espèces précédentes. A l'état d'individus libres j'ai mesuré des longueurs variant entre 60 et 155 μ. Ces deux chiffres extrêmes sont rares, et les longueurs les plus communes oscillent entre 90 et 120 μ. A l'état conjugué j'ai mesuré des individus de 88 à 145 μ ; mais les longueurs les plus fréquentes sont entre 100 et 120 μ ; c'est-à-dire correspondent exactement aux tailles les plus communes des individus non conjugués.

Le micronucleus du *P. bursaria* est très probablement le plus volumineux connu chez les Infusoires ciliés. Aussi a-t-il été le premier observé par de Siebold en 1845. Sa forme est celle d'un gros fuseau allongé, pouvant atteindre, en longueur, de 12 à 14 μ, et transversalement jusqu'à 5 μ. Assez souvent une de ses extrémités est tronquée obtuse, tandis que l'autre demeure effilée en pointe assez aiguë. Il se compose d'une fine membrane périphérique, toujours très nettement apparente et d'une masse centrale, ayant le plus souvent une structure fibreuse. Cette masse centrale est constituée par un mélange de hyaloplasme et de chromatine, assez intimement fondus entre eux. La chromatine est toujours en forte proportion, de sorte que le micronucleus se colore beaucoup par les teintures microchimiques, et devient ainsi des plus faciles à distinguer, même avec de faibles grossissements. La coloration étant toujours beaucoup moins vive dans une des extrémités du fuseau que dans l'autre, semble indiquer que le hyaloplasme prédomine dans la première et la chromatine dans la seconde.

Je n'ai pas observé les deux premières phases du stade d'accroissement A ; mais elles ne doivent probablement guère différer de celles que nous avons décrites chez les deux précédentes Paramécies. Avec la troisième phase nous retrouvons les grandes et belles formes en croissant, dont le plasma s'est condensé le long du bord interne du croissant (fig. 1, 2, *a*). Pendant la quatrième phase (fig. 3, 4, *a*) les croissants se redressent et le plasma interne se distribue dans toute leur étendue sous la forme de traînées, formant un réseau délicat, coloré faiblement et uniformément dans toutes ses parties. Pendant cette quatrième phase, les deux extrémités en pointe sont encore très marquées.

Avec la phase suivante, qui est la première du stade de division B, les deux cornes se sont complètement effacées et le micronucleus prend des contours ovoïdes (fig. 5, *a*). Le plasma forme toujours un réseau interne, occupant toute la cavité enveloppée par la membrane ; mais les mailles de ce réseau tendent de plus en plus à

prendre une orientation longitudinale. Le micronucleus est prêt à entrer dans sa première karyomitose. Il s'est fortement accru et mesure, dans ses deux grands diamètres, respectivement 17 et 24 μ. En comparant ces dimensions avec celles d'un micronucleus du volume le plus ordinaire, c'est-à-dire mesurant 4 et 10 μ, et en faisant le calcul, d'après la méthode indiquée plus haut page 187, nous retrouvons encore un accroissement de volume dans le rapport de 1 à 8.

Avec la figure 6 nous passons au premier stade de division B. Chez un des conjoints, la division est complètement achevée, chez l'autre, fort avancée. Je n'ai pas observé de couples au stade de division suivant C ; mais nous en trouvons une bonne figure dans le premier Mémoire de Balbiani, planche IV, figure 7[1], sur laquelle nous voyons quatre corpuscules micronucléaires dans chaque conjoint. Ces quatre corpuscules dérivent évidemment du dédoublement des deux corpuscules obtenus dans le stade précédent.

Je considère ma figure 8 comme représentant le stade D, ou stade de différenciation des pronucleus mâle et femelle. Nous y voyons, en effet, dans chaque conjoint, deux corpuscules de très faible volume, encore reliés l'un à l'autre par un long filament connectif. Ainsi rattachés l'un à l'autre, ils affectent complètement la disposition que nous avons reconnue, à la même phase, chez les autres Paramécies ; les deux pronucleus mâles voisins l'un de l'autre près de l'ouverture buccale. Quant aux trois autres corpuscules de la fin du stade C, ils répondent aux corpuscules de rebut et ont disparu par résorption.

Cette résorption me paraît démontrée par la figure 7, représentant un couple, dont chacun des conjoints contient un gros corpuscule à structure fibreuse, et par conséquent en voie d'évolution, et à côté une petite masse irrégulière et amorphe de chromatine vivement colorée. Je considère cette dernière comme un corpuscule de rebut

[1] *Journal de la physiologie de Brown-Séquard*, t. I, 1858, p. 347.

désorganisé et en voie de résorption. Quant au corpuscule fibreux, il représenterait la phase de début du stade D. La seule difficulté, à cette interprétation, est la position de ce dernier corpuscule qui, en ce moment, devrait déjà être venu se placer au voisinage de la bouche. Peut-être cette différence, avec les deux espèces précédentes, tient-elle à la plus grande lenteur des phénomènes chez le *P. bursaria*.

Avec ma figure 9 nous nous trouvons au début du mouvement d'échange des pronucleus mâles. Le conjoint de gauche contient encore un corpuscule de rebut en voie de résorption. La figure 10, empruntée à Balbiani, représente la conjonction et la copulation des pronucleus mâle et femelle. Dans le conjoint de droite, les deux pronucleus viennent de se rencontrer et sont encore distincts l'un de l'autre dans toute leur étendue. Dans le conjoint de gauche, ils sont déjà unis et fusionnés dans leur partie postérieure. La copulation des pronucleus suit donc ici, encore, la même marche que chez les deux Paramécies précédentes.

Je manque complètement d'observations sur le stade F ; mais en revanche les deux figures 11 et 12, représentant la dernière phase du stade G, nous permettent d'affirmer, par induction, l'existence de ce stade. Sur ces deux figures nous voyons, en effet, quatre corpuscules encore reliés deux à deux par de longs filaments connectifs. Ces quatre corpuscules sont, de toute évidence, les produits des deux stades de division successifs F et G.

Ces deux figures, nous apprennent encore que nous sommes arrivés au moment de la disjonction qui, chez cette espèce, s'effectue donc pendant le stade G. Quand on observe cette séparation sur le vivant, on voit d'abord les deux conjoints rester encore assez longtemps dans la position conjuguée, unis seulement par de minces cordons de protoplasme, qui les rattachent l'un à l'autre dans les régions antérieures et postérieures de leurs corps. Ces cordons s'étirent peu à peu et finissent par se rompre, laissant ainsi les deux Infusoires complètement libres.

Ils demeurent assez longtemps à côté l'un de l'autre, à peu près immobiles. Leur corps, fortement raccourci, est comme ramassé sur lui-même et à contours irréguliers. La large et profonde gouttière prébuccale n'existe plus. La bouche elle-même n'est plus représentée que par une fente étroite, en arrière de laquelle on ne voit plus trace de tube œsophagien. En dedans de cette fente buccale et sur son côté gauche, on distingue une bordure membranoïde étroite, qui ondule lentement comme une membrane vibratile. Les cils péribuccaux s'agitent encore avec une grande lenteur, mais sans déterminer de tourbillon. La cyclose de l'endoplasme est complètement arrêtée. Cet état dure environ une demi-heure à trois quarts d'heure, puis le corps commence à se rallonger lentement. Une heure ou une heure et demie plus tard, il a repris sa forme et ses contours normaux. Un individu qui, sous sa forme ratatinée, mesurait 83 μ, atteignit une heure plus tard, lorsqu'il eut repris sa forme naturelle, une longueur de 107 μ. La bouche s'est alors entièrement reconstituée et la cyclose intracellulaire a repris son cours.

A la fin du stade G (fig. 12), les quatre corpuscules sont refoulés, deux à deux, aux deux extrémités du corps, par les longs filaments connectifs, qui caractérisent cette dernière division. Sans en avoir la preuve directe, je crois cependant, par analogie avec les espèces précédentes, que les deux corpuscules antérieurs représentent les futurs nucleus, et les deux postérieurs les futurs micronucleus.

Tant que ces quatre corpuscules conservent une forme et une structure identiques, ils représentent la première phase du stade H. A la phase suivante (fig. 13 et 14) nous les voyons se différencier deux à deux. Deux d'entre eux, en effet, conservent et conserveront jusqu'à la fin une forme allongée en fuseau aigu par une de ses extrémités, obtus par l'autre. Il y a donc arrêt de développement chez ces deux corpuscules qui, dès maintenant, ont revêtu la forme et la structure micronucléaires. Les deux autres corpuscules, au contraire, continuent à évoluer et tout d'abord se ramassent sur eux-mêmes, en arrondissant leurs contours. Ils représentent ainsi la première étape

de développement des futurs noyaux. En même temps, ces quatre corpuscules se rassemblent et se réunissent au voisinage du nucleus primitif. Pendant la troisième phase du stade H (fig. 15), les deux nouveaux noyaux s'accroissent beaucoup et leur structure se modifie profondément. La membrane périphérique s'est comme gonflée, en se détachant de la masse centrale. Celle-ci a pris une structure d'apparence finement granuleuse, avec une petite vacuole centrale. En outre, elle n'absorbe plus les teintures microchimiques. Enfin, nous arrivons à la quatrième phase (fig. 16 et 17), pendant laquelle les nouveaux nucleus continuent encore à s'accroître. La membrane périphérique, toujours gonflée, demeure détachée de la masse centrale. Celle-ci a perdu sa vacuole et repris la faculté de se colorer. Quelques grosses granulations, simulant de faux nucléoles, commencent à apparaître dans sa substance.

Nous sommes arrivés ici à la fin de toute cette évolution, et les ex-conjuguées sont prêtes à effectuer leur première division fissipare. Je n'ai pas d'observation sur cette première division; mais je ne doute pas qu'elle ne se fasse comme chez le *P. aurelia*, et que chacun des rejetons n'emporte avec lui un des nouveaux nucleus et micronucleus. Telle est, en effet, la marche qui me semble la plus probable, avec des Paramécies bien nourries et effectuant leur première bipartition, dans le délai le plus court possible.

Mais avec des Paramécies mal nourries, les choses suivent peut-être une marche assez différente. J'ai, en effet, observé (fig. 17 et 18) des ex-conjuguées avec deux corps nucléaires et un seul micronucleus. Je suppose que dans ce cas un des micronucleus a disparu par résorption et que le survivant, au moment de la première bipartition fissipare, se divisera en deux.

Il nous reste maintenant à examiner ce que devient le macronucleus primitif. On le retrouve depuis le commencement jusqu'à la quatrième phase du stade H (fig. 1-16), avec sa forme et sa structure tout à fait intactes. Qu'advient-il ensuite? Disparaît-il, ou bien se fusionne-t-il avec les deux nouveaux nucleus? L'ex-conjuguée des-

sinée figure 17 semble démontrer que, dans certains cas, il disparaît intégralement. Nous y voyons les deux nouveaux nucleus accompagnés de leurs deux nouveaux micronucleus et à côté d'eux quelques débris ressemblant assez à une substance nucléaire désorganisée et en voie de résorption. Mais je dois ajouter que Balbiani et Bütschli, s'appuyant chacun sur leurs observations personnelles, croient à sa persistance et à sa fusion avec les nouveaux nucleus. Je n'essayerai pas de contester cette manière de voir, qui n'a rien d'improbable contre elle. Nous avons déjà vu, en effet, à propos du *P. caudatum*, que les deux alternatives en question peuvent se réaliser, suivant les circonstances de bonne ou de mauvaise alimentation.

Je terminerai en appelant l'attention sur les deux cas anormaux dessinés figures 20 et 21. Ces deux ex-conjuguées en sont au stade H^4. Chez la première nous remarquons le macronucleus primitif accompagné de trois nouveaux nucleus et trois micronucleus; chez la seconde, l'ancien macronucleus, plus quatre nouveaux nucleus et quatre micronucleus. On peut expliquer ces anomalies par un redoublement du stade de division G. Chez la première ex-conjuguée, ce redoublement se serait fait sentir seulement sur deux des quatre corpuscules, tandis que chez la seconde, il les aurait dédoublés tous quatre. Cette anomalie ne ferait donc que répéter ce qui est de règle chez le *P. caudatum*.

Balbiani[1] paraît être le premier observateur qui ait étudié la conjugaison du *P. bursaria*. Ses premières recherches sur la sexualité portèrent même sur cette espèce, qu'il ne paraît plus guère avoir étudiée depuis. Ces observations étaient excellentes et pouvaient le conduire immédiatement à la solution complète du problème, s'il n'eût pas été imbu d'idées fausses sur l'organisation des Infusoires. C'est ainsi qu'il vit et dessina exactement les stades B^1 (fig. 5), C^4 (fig. 8), D^1 (fig. 7), E^1 et E^3 (fig. 11 et 6), H^2 (fig. 15). Malheureuse-

[1] *Journal de la physiologie de Brown-Séquard*, t. I, 1858, p. 347, pl. IV ; *Phénomènes sexuels*, p. 37, 100, 109, 115 et 120 ; *Journal de micrographie*, t. VI, 1882, p. 110.

ment ses idées préconçues faussèrent si bien ses interprétations, qu'il ne comprit rien à la plus importante de ses observations. En effet, c'est à peine si, dans ce premier mémoire, il s'occupe en passant de sa figure 6, représentant la copulation des pronucleus. Dans ses travaux ultérieurs, il l'oublie complètement. Inutile d'insister sur l'importance de la découverte de cette copulation, à ce moment, et de faire remarquer combien elle eût épargné à la science de tâtonnements et d'erreurs. Dans ses publications postérieures à ce premier mémoire, Balbiani ne nous offre plus rien de nouveau sur cette espèce.

Les observations de Stein[1] sur la conjugaison de cette espèce sont des plus incomplètes, et comme elles ont été publiées sans figures, au cours d'une discussion critique des travaux de Balbiani, il est assez difficile, sinon impossible, de déterminer exactement les stades observés par lui.

Engelmann s'est occupé, à deux reprises différentes[2], de la conjugaison du *P. bursaria*. Ses observations sont décrites sans figures. Il paraît avoir vu les stades B et C. Mais, dans son second travail, il confond avec le *P. bursaria* une espèce, dont le nucleus se développe en cordons sinueux et finalement se fragmente en nombreux corpuscules. Je ne sais à quelle espèce rattacher ces observations ; mais elles n'appartiennent certainement pas au *P. bursaria*.

Bütschli a également étudié avec beaucoup de soin cette espèce[3]. C'est surtout avec elle qu'il arriva aux résultats les plus complets de ses recherches. Il observa avec une grande précision les phases de développement du micronucleus et de sa mitose. C'est ainsi qu'il vit A^1 (fig. 1), A^3 (fig. 2), B^2 (fig. 3), B^3 (fig. 8), B^5 (fig. 4), C^1 (fig. 5, 6, 7), ainsi que les autres phases de ce stade qu'il décrit sans les figurer, H^1 (fig. 9), H^2 (fig. 10), H^3 (fig. 11). A partir de cette phase, Bütschli

[1] *Der Organismus*, t. II, 1867, p. 37, 100, 109, 115 et 120.

[2] *Zeit. für wiss. Zool.*, t. XI, 1862, p. 348 ; *Morphologisches Jahrbuch*, t. I, 1876, p. 609-611.

[3] *Studien*, etc., 1876, p. 77-87, pl. VII, fig. 1-19.

décrit des phénomènes, qui ne me paraissent pas répondre à l'évolution normale. Les Paramécies isolées par lui devaient être mal nourries, puisqu'il nous parle d'observations faites dix à vingt jours après la disjonction. D'après lui, trois jours après la séparation des gamètes, les deux micronucleus disparaîtraient ; un peu plus tard un des nouveaux nucleus prendrait une structure fibreuse et se transformerait en micronucleus. Cette métamorphose régressive, en complet désaccord avec toutes mes observations, me semble bien douteuse [1]. Enfin, le second nouveau nucleus, après dix à vingt jours, s'unirait et se fusionnerait avec l'ancien macronucleus, conservé intact depuis le commencement jusqu'à la fin de la conjugaison.

J'ai moi-même fait à l'Académie des sciences une communication [2] sur le *P. bursaria*, dans laquelle je résumais les observations décrites plus haut.

VII. COLPIDIUM COLPODA ET C. TRUNCATUM.

Pl. XIV et XV, fig. 1-38.

Ces deux espèces sont des plus communes; bien que la seconde n'ait été reconnue que tout récemment par Stokes [3], comme une forme distincte. De nombreux observateurs avaient dû la rencontrer ; mais en la confondant avec la première, dont ils la considéraient comme une variété de petite taille. On les trouve d'ailleurs souvent mélangées dans les mêmes cultures. La taille de la première est toujours beaucoup plus grande et varie entre 60 et 130 μ, tandis que

[1] Dans le fascicule de ses *Protozoa*, paru tout récemment, Bütschli maintient l'exactitude de ses observations (p. 1623-1624), et s'en sert quelques pages plus loin (p. 1626) pour contester les miennes, sur l'origine du nouveau micronucleus, chez le *Paramecium caudatum*. A mon avis, le savant professeur d'Heidelberg est dans l'erreur, et je renvois à la note précédente p. 204, où j'ai déjà discuté sa manière de voir.

[2] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CV, 1887, p. 955-957.

[3] *American Journal of science*, t. XXIX, 1885.

celle de la seconde est limitée entre 45 et 60 μ. La position et la forme du nucleus constituent encore un bon caractère distinctif. De forme ovale régulière et logé de côté, près de la bouche, chez le *C. colpoda,* il est toujours plus central et de forme variable et irrégulière, chez le *C. truncatum.*

Les deux Colpidium s'élèvent très facilement dans les infusions et peuvent s'y multiplier en très grand nombre. Lorsqu'on désire s'en procurer des conjugaisons, il faut en isoler des groupes en préparations sur porte-objet et les placer en chambre humide. Lorsque ces petits groupes ont épuisé la nourriture contenue dans leur goutte d'eau, on les voit, le plus souvent, former de nombreux accouplements. Je dois cependant dire que ce procédé ne réussit pas toujours, surtout avec la seconde espèce. J'ai été, en effet, assez longtemps avant de réussir à me procurer des conjugaisons du *C. truncatum.*

Le *C. colpoda* est, au contraire, un des premiers Ciliés, dont j'ai étudié la conjugaison d'une façon à peu près complète. C'est avec lui que j'ai reconnu pour la première fois la double série de divisions des éléments micronucléaires, avant et après l'échange des pronucleus. Je vais donc commencer par décrire à part mes observations le concernant; puis, en finissant, nous dirons quelques mots du *C. truncatum*, dont je n'ai d'ailleurs pas fait une étude aussi complète.

Mes préparations du *C. colpoda* ont été fixées avec le sublimé à 1 pour 100, colorées au picro-carmin et finalement enrobées dans le baume du Canada. Aujourd'hui, après bientôt deux ans d'existence, elles sont toujours aussi propres à l'observation qu'aux premiers jours.

Je n'ai point fait d'observations précises sur la durée de la syzygie; mais je crois pouvoir affirmer qu'elle marche avec la même rapidité que chez les *Paramecium caudatum* et *P. aurelia.* Mais, comme la disjonction s'effectue seulement à une phase déjà assez avancée du stade H, la période d'union doit s'en trouver forcément prolongée.

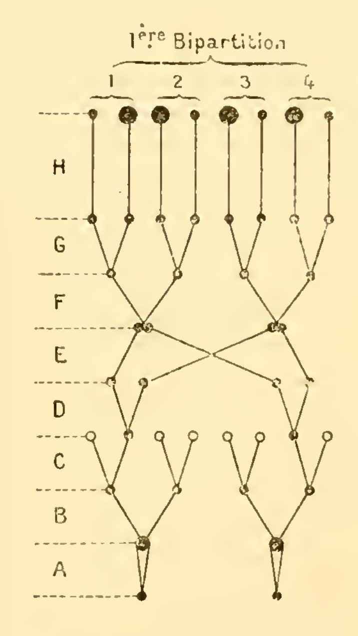
Les conjoints ne sont unis et soudés l'un à l'autre que par la portion du corps un peu bombée, antérieure à la bouche, et que, dans les descriptions, on désigne sous le nom de front. La bouche et toute la région postérieure du corps demeurent complètement libres. Les deux gamètes n'en paraissent pas moins accolées l'une à l'autre longitudinalement, comme les Paramécies. Dans cette attitude, la partie frontale soudée du conjoint de droite apparaît toujours un peu superposée à celle du conjoint de gauche. Cette superposition est importante à constater, pour saisir avec évidence et suivre le mouvement d'échange des pronucleus mâles.

Les unions les plus fréquentes se font entre individus, dont la taille varie entre 90 et 105 μ, longueurs qui sont également les plus communes parmi les individus libres. Il n'y a donc pas une réduction de taille, précédant la conjugaison, comme chez les Paramécies. J'ai observé quelquefois des individus d'une taille encore plus faible et descendant jusqu'à 60 μ; d'autres, au contraire, atteignent 115 μ. Ce sont les longueurs extrêmes rencontrées par moi.

Le micronucleus, toujours unique, a la forme d'une petite sphère d'un diamètre de 3 à 4 μ (fig. 1 *d*), à l'état de repos. Sa substance, d'un aspect finement granuleux, se colore d'une façon diffuse par les teintures microchimiques, et elle se compose sans doute d'un mélange de hyaloplasme et de chromatine, confondus entre eux sans ordre. La membrane périphérique est si fine et délicate, qu'on ne la distingue pas. Elle existe cependant, comme le prouvent les développements ultérieurs du stade A. Le micronucleus est toujours placé en avant du macronucleus et logé dans une petite fossette creusée sur son bord antérieur.

Dès le début de la conjugaison, le micronucleus s'écarte et s'isole du macronucleus. En même temps, il s'accroît d'abord sans changer de forme et on ne tarde pas à lui voir mesurer jusqu'à 8 μ en diamètre. Son plasma interne devient moins dense et prend la structure d'un réseau à mailles fines. Avec la deuxième phase de ce stade, le micronucleus change complètement de forme, en passant

d'abord par celle d'un ovale plus ou moins irrégulier (fig. 2 *d*), puis s'allongeant beaucoup et s'effilant en pointe par ses deux extrémités (fig. 3 *d*). Sa membrane s'est beaucoup gonflée et le plasma s'est disposé en traînées longitudinales qui, partant de l'extrémité postérieure, comme centre d'émission, s'étalent en éventail vers l'extrémité antérieure, en devenant de moins en moins denses. A cette disposition succède la troisième phase, avec des formes en croissant (fig. 4 *d*), dont le plasma s'est condensé le long du bord interne. Plus tard, ces croissants se redressent (fig. 5, 6 et 8 *d*), en se raccourcissant et prenant la forme d'un gros fuseau, avec le plasma interne condensé en une colonne compacte, tendue d'un pôle à l'autre du fuseau. Enfin, dans une quatrième et dernière phase, que je n'ai pas observée, ces fuseaux doivent se raccourcir encore, en effaçant leurs pointes et devenir ainsi ovoïdes, avec le plasma distribué dans toute leur cavité en un réseau à mailles dirigées longitudinalement. Ici nous sommes au seuil du premier stade de division B.



Pendant les deux stades de division B et C qui suivent (fig. 7, 9, 10, 11 *d*), on constate encore fréquemment, comme chez les Paramécies, une absence de synchronisme dans la marche de la mitose des éléments micronucléaires, et il n'est pas rare de trouver, jusque dans le même conjoint, des corpuscules à des états de division fort différents. Mais je n'ai jamais vu cette absence de synchronisme faire empiéter un stade sur l'autre. Comme chez les Paramécies également, on voit à la fin de chaque karyomitose les longs tubes connectifs, abandonnés par les deux noyaux filles (fig. 11 *d*), se perdre dans le cytoplasme en se résorbant.

A la fin de cette seconde division nous trouvons dans chaque conjoint quatre petits corpuscules micronucléaires de forme sphérique (fig. 12 *d*), parfaitement semblables entre eux. Composés tous

quatre d'une fine membrane périphérique, enveloppant une trame plasmique délicate, d'aspect granuleux, rien dans leur structure, leur volume ou leur forme ne les distingue les uns des autres. L'un d'eux, que le hasard de la dernière poussée des tubes connectifs a plus rapproché que les autres de la région frontale soudée des gamètes, ne tarde pas à s'accroître assez notablement; tandis que les trois autres, situés plus en arrière, éprouvent un mouvement de régression et diminuent lentement de volume. Leur sort réciproque est dès lors fixé. Les trois derniers vont devenir des corpuscules de rebut et disparaître, en se résorbant, tandis que le premier continuera à évoluer et se diviser de nouveau (stade D).

On le trouve bientôt, en effet, d'abord avec la forme de fuseau fibreux (fig. 13 *d*), représentant la seconde phase du nouveau stade. Les deux petits noyaux, résultant de cette troisième division, sont toujours dirigés, par le tube connectif de la cinquième phase, de façon à prendre la disposition que j'ai dessinée figure 14. L'un d'eux est refoulé en arrière dans le cytoplasme et représente le pronucleus femelle; l'autre, au contraire, le pronucleus mâle, est poussé en avant, au point de soudure des deux gamètes. Comme le front de la gamète de droite est toujours, ainsi que nous l'avons dit, superposé à celui de la gamète de gauche, le pronucleus mâle de droite apparaît toujours, également, au-dessus du pronucleus mâle de gauche. Ce dernier, chez le couple figuré ici, était déjà complètement détaché de son tube connectif, et on le voit au-dessous de l'autre, sous la forme d'un petit corpuscule étroit et très allongé.

A cette première phase du stade d'échange E on rencontre très fréquemment les deux pronucleus mâles détachés de leur tube connectif, avec cette forme allongée, et, toujours, l'un superposé à l'autre. Leur structure est celle d'une fine trame d'aspect granuleux. Ils ne sont, par conséquent, pas encore différenciés en fuseaux fibreux, comme cela a lieu chez les Paramécies à cette phase; mais ils ressemblent plutôt à des micronucleus à l'état de repos. C'est sous cette forme et avec cette structure que s'effectue le mouvement d'échange.

La paroi du corps des deux gamètes, à leur point de soudure, finit par disparaître, et les deux pronucleus glissent lentement, l'un à droite, l'autre à gauche. Ils peuvent déjà avoir presque entièrement émigrés dans le corps de leur nouvel hôte et cependant encore conserver leur rapport primitif de superposition, celui passé à gauche apparaissant à un niveau un peu plus élevé que celui passé à droite (fig. 15 *d*). A cette phase, les pronucleus femelles se sont un peu rapprochés, en cheminant doucement vers le point d'échange. Leur structure est également composée d'une trame délicate d'aspect finement granuleux, et rien dans leur forme et leur volume ne les distingue des pronucleus mâles. L'allongement de ces derniers, pendant l'échange, est une simple déformation, déterminée sans doute par la pression qu'ils subissent dans ce mouvement. Je n'ai rencontré sur mes préparations aucun couple fixé pendant la phase de copulation des pronucleus.

La résorption des corpuscules de rebut marche assez lentement, et on les retrouve dans les conjoints pendant toute la durée des stades D, E et même jusque dans le stade F (fig. 13-16 *d*). Ils se présentent sous l'aspect de petits corpuscules sphériques, de taille réduite, plus ou moins granuleux et se colorant de moins en moins par les teintures microchimiques.

Le nouveau nucleus de copulation, continuant l'évolution, va traverser maintenant les deux stades de division F et G. La première de ces divisions s'effectue toujours dans la moitié antérieure du corps des gamètes (fig. 16 *d*). Mais dès que les deux petits noyaux, qui en résultent, se sont détachés de leur tube connectif, ils reculent vers la région postérieure, dans laquelle on les retrouve, parcourant toutes les phases de la seconde division (fig. 17 et 18 *d*). A la dernière de ces phases, deux des nouveaux nucleus sont refoulés en avant par les tubes connectifs, jusqu'au niveau du macronucleus primitif; tandis que les deux autres sont repoussés en arrière, jusqu'à l'extrême limite du corps. Les deux premiers représentent les futurs nucleus, et les deux derniers, les futurs micronucleus.

Ceux-ci demeurent assez longtemps comme immobilisés dans leur situation en arrière (fig. 19-21 *d*). L'individu représenté sur la dernière de ces figures a été tué trois heures après la disjonction, et nous y voyons les nouveaux nucleus déjà fort développés. Les deux micronucleus commencent à peine à s'écarter, en remontant en avant. Leur développement est complètement achevé, du moment où ils se sont détachés des tubes connectifs et, dans toutes les phases suivantes, ils ne vont plus changer ni de volume, ni de structure. Celle-ci est la même, que nous avons décrite tout au début du stade A, et la petite sphère égale 3 à 4 μ en diamètre.

Les deux nouveaux nucleus demeurent également à peu près immobiles dans la région médiane du corps ; mais ils s'accroissent rapidement (fig. 19, 20 *d*) et, trois heures après la disjonction, nous les trouvons déjà avec des diamètres de 12 à 13 μ (fig. 21 *d*). A cet état de développement (H^3) ils se composent d'une membrane enveloppant une substance disposée en cordons relativement assez épais, pelotonnés et enchevêtrés, en décrivant les replis et les sinuosités les plus variés. Ces filaments sinueux sont tassés les uns contre les autres et remplissent toute la cavité de la membrane. Les teintures microchimiques ne les colorent pas. A cette phase, les nouveaux noyaux des Paramécies avaient une structure compacte, avec une petite vacuole centrale. Nous retrouverons, chez les Oxytrichides, des structures analogues à celle du Colpidium.

C'est pendant les phases 2 et 3 du stade H, que s'effectue la dissolution de la syzygie. Les ex-conjugués se désunissent avec une taille assez réduite. Leur corps est devenu comme opaque, noirâtre ; la bouche et son long œsophage ont complètement disparu. La dépression extérieure, au fond de laquelle s'ouvre la bouche, s'est elle-même effacée, et la saillie dite frontale, si caractéristique du genre, n'est plus apparente. Les ex-conjugués vivants, en cet état, se reconnaissent immédiatement au milieu de leurs congénères. Ils paraissent inertes et ne se mouvoir que lorsqu'ils sont dérangés par l'agitation des autres Infusoires. Ils ne prennent, tout naturel-

lement, aucune nourriture. Cet état de repos et d'inertie végétative peuvent se prolonger assez longtemps. Un ex-conjugué isolé au moment de la disjonction, par une température de 15 à 16 degrés centigrades, reconstitua sa bouche et recommença à manger trois jours et demi plus tard ; un second, isolé avec une température semblable, resta huit jours et quelques heures avant de reprendre de la nourriture. L'un et l'autre exécutèrent leur première bipartition fissipare, environ dix-huit à vingt heures après avoir recommencé à manger.

Nous avons laissé les nouveaux noyaux à la troisième phase de leur développement. En entrant dans leur quatrième phase (fig. 22 et 23 *d*) ils se modifient beaucoup. Leur substance fondamentale reprend peu à peu la propriété de se colorer. La membrane périphérique se soulève, en laissant un vide entre elle et la masse centrale. En même temps, les deux micronucleus sont venus les rejoindre et se fixer à leurs flancs. En cet état, les ex-conjugués sont prêts à exécuter leur première bipartition. L'individu représenté figure 24 *d* a été tué tout au début de sa fissiparité. Extérieurement, cette fissiparité ne se dénotait que par la présence d'une seconde vacuole contractile (*vc*), placée un peu en avant de la ligne médiane transversale, et représentant la vacuole du futur rejeton antérieur, Intérieurement, les nouveaux nucleus et micronucleus se sont répartis deux à deux en deux groupes, l'un en avant, l'autre en arrière. Chez un autre individu, où la fissiparité était un peu plus avancée, puisqu'on pouvait déjà la reconnaître à un sillon extérieur, coupant le corps transversalement en deux moitiés, les nucleus et micronucleus étaient encore réunis en un groupe, logé dans la moitié antérieure.

Ces deux observations sont fort intéressantes et démontrent péremptoirement que le nucleus, au moins chez les Infusoires, ne joue aucun rôle directeur ou initiateur dans la division cellulaire. Les deux nucleus et les deux micronucleus existent isolés et indépendants dès longtemps à l'avance. Lorsque, après avoir repris de la nourriture, l'ex-conjugué atteint la taille devant amener une bipar-

tition, les nucleus et micronucleus s'écartent simplement les uns des autres en deux groupes et vont se placer dans chacun des nouveaux rejetons, dont les nouvelles parties sont déjà ébauchées depuis assez longtemps. Cette division cellulaire, en outre, s'effectue sans la concomitance d'aucune division nucléaire directe ou indirecte. Nous devons donc, de toute nécessité, admettre que sa première impulsion et sa force directrice émanent uniquement du cytoplasme, et que les éléments nucléaires n'y jouent qu'un rôle passif[1].

Il nous faut maintenant remonter en arrière et voir ce que devient le noyau primitif. De forme oblongue ovale et de structure uniforme il ne paraît éprouver aucune modification jusqu'au stade D. A partir de ce moment il se ramasse sur lui-même, en prenant une forme sphérique et en diminuant lentement de volume. Il traverse, sous cette forme sphérique, les stades E, F, G et arrive jusqu'à la phase 2 du stade H, en conservant sa texture intime d'aspect granuleux. Mais à partir de H^3, il subit encore une nouvelle condensation et sa substance se désagrège, se fond pour ainsi dire, en une masse homogène absolument amorphe, se colorant vivement par les teintures microchimiques (fig. 20 *d*). En même temps il ne tarde pas à abandonner la position centrale qu'il avait gardée jusqu'ici, et on le trouve très fréquemment repoussé à l'extrémité postérieure du corps (fig. 21 *d*). Dès lors, sa résorption marche rapidement, et on ne le retrouve bientôt plus qu'avec la forme d'un petit corps, de volume fort réduit (fig. 22 *d*), souvent à contours irréguliers, et quelquefois même finement dentelés. Il ne se colore plus par les teintures. Bientôt enfin il disparaît sans laisser de trace. Cette résorption est constante, et, dans aucun cas, je n'ai vu l'ancien noyau se conserver en totalité, ou en partie.

J'ai voulu m'assurer expérimentalement si les individus sortant de conjugaison jouissaient d'une faculté de reproduction fissipare

[1] Boveri (*Jenaische Zeitschrift*, t. XXII, 1888, p. 862-864) a observé dans l'œuf de l'*Ascaris megalocephala* des divisions cellulaires sans noyau. Voir plus haut (p. 224) mes observations sur la première bipartition de *Paramecium aurelia*.

plus élevée que les individus non conjugués depuis longtemps. J'ai donc institué deux cultures d'ex-conjugués, dont j'ai suivi jour par jour les descendants, chez l'une jusqu'à la seizième génération, chez l'autre jusqu'à la vingt-quatrième. Simultanément j'observais les descendants issus d'un individu non conjugué, pris au hasard dans une cuvette et dont j'avais compté et enregistré près de deux cents générations successives. Les trois cultures étaient tenues dans les mêmes conditions de température et de nourriture. Je n'ai pas constaté entre elles la moindre différence dans la marche des bipartitions fissipares. Chez toutes trois elles se sont succédé avec une égalité parfaite. La conjugaison ne détermine donc aucune suractivité dans la faculté fissipare de cet Infusoire.

Nous avons encore à signaler quelques cas anormaux. J'en ai observé un assez grand nombre ; mais je ne décrirai que ceux qui m'ont paru les plus intéressants. La figure 25 représente un couple au stade H^2, près de la disjonction par conséquent. Le conjoint de gauche contient quatre gros nucleus nouveaux, plus quatre autres corpuscules plus petits, situés dans la région postérieure et ayant l'aspect de nouveaux micronucleus. L'ancien noyau est à un état avancé de régression. Le conjoint de gauche, lui, n'a plus absolument que son noyau primitif, également en voie de régression avancée. A mon avis, dans ce cas, les deux pronucleus mâles et les deux pronucleus femelles ont été entraînés dans le conjoint de droite, et y ont suivi leur évolution normale. Le conjoint de gauche, après la disjonction et la résorption complète de son ancien noyau, se serait trouvé complètement énucléé et eût fatalement péri.

Les deux individus figurés sous les numéros 26 et 27, sont les deux ex-conjugués d'un même couple, isolés à l'état de syzygie. Ils ont été sacrifiés quarante-deux heures après leur disjonction. Chez le premier nous voyons un gros corps nucléiforme, bien coloré par le picrocarmin et d'une structure normale ; en arrière, un corpuscule pâle, mal défini, ressemblant vaguement à un noyau à l'état de régression ; chez le second, quatre corps nucléiformes et quatre

corpuscules micronucléaires, tous bien conformés, et, en arrière, un petit corpuscule à peine apparent, ressemblant au noyau primitif, arrivé à un degré extrême de régression. L'explication donnée dans le cas précédent, pour le conjoint de droite, pourrait s'appliquer au second de ces ex-conjugués ; mais je ne vois pas quelle interprétation donner au premier.

La figure 28 représente un ex-conjugué, avec huit corps nucléaires bien constitués et tous semblables entre eux. La disjonction devait être récente ; car l'ancien nucleus, en voie de régression, est encore assez volumineux. Ce cas pourrait peut-être aussi être rattaché aux précédents, en admettant une absorption, par cet individu, des quatre pronucleus d'une conjugaison et, finalement, d'une évolution uniforme des huit corpuscules qui en seraient résultés, aucun d'eux ne s'étant arrêté à l'état de développement micronucléaire.

Avec le numéro 29 nous voyons un ex-conjugué possédant quatre beaux noyaux bien conformés et deux micronucleus. Peut-être sommes-nous toujours en face du même cas. Deux des huit corpuscules de la fin du stade G se seraient résorbés et les six autres auraient évolué comme nous les trouvons ici.

Enfin le numéro 30 nous représente un ex-conjugué en voie d'énucléation absolue. L'ancien nucleus n'existe plus que sous la forme d'une petite masse à peine colorée ; dans le corps on remarque de fines granulations colorées. Ces énucléations ne sont pas très rares et j'ai observé plusieurs individus, chez lesquels les traces d'anciens nucleus, du cas actuel, n'existaient même plus. Je considère cette destruction complète de l'appareil nucléaire, comme le résultat de conjugaisons avortées. Tous ces Colpidiums énucléés sont inévitablement condamnés à périr quelques jours après la disjonction.

L'historique des travaux antérieurs est très court. Ehrenberg, Balbiani, Engelmann et Stein ont observé des accouplements, mais sans nous faire rien connaître des phénomènes internes.

Bütschli s'est occupé à deux reprises de la conjugaison de cette

espèce [1]. Il a observé les stades A^3 (fig. 9), H^2 (fig. 10) et H^4 (fig. 11). Mais dans ces dernières phases du stade H, les nouveaux micronucleus lui ont échappé. Il affirme l'expulsion par l'anus de l'ancien nucleus. Que les choses puissent se passer ainsi, je n'oserais le nier. Mais j'ai observé de nombreux cas, où la résorption intra-cellulaire était absolument certaine. D'ailleurs expulsion ou résorption aboutissent également au même résultat. Bütschli a observé des ex-conjugués isolés, qui se sont comportés comme je l'ai décrit plus haut, et n'ont recommencé à manger qu'après sept jours, puis se sont fissiparés le lendemain pour la première fois.

Dans une note présentée à l'Académie des sciences [2], j'ai donné le schéma de la conjugaison de cette espèce. J'avais déjà reconnu l'échange des pronucleus mâles, mais n'avais pas observé la persistance des pronucleus femelles.

Colpidium truncatum Stokes. — J'ai préparé cette espèce, en la fixant par le sublimé à 1 pour 100 et l'ai éclaircie par la glycérine, sans la colorer. Ce procédé donne des préparations très claires, sur lesquelles on démêle aisément les éléments micronucléaires fort délicats.

La marche de la conjugaison est absolument identique avec celle de l'espèce précédente. Les gamètes se soudent également seulement par leur région frontale prébuccale. Le micronucleus unique y parcourt une évolution répétant, phase par phase, celle que nous venons de décrire. Je n'en ai pas observé tous les stades, mais ceux que j'ai dessinés nous montrent avec l'évidence la plus parfaite cette identité. Ainsi la figure 31 représente A^3, 32 B^2, 33 C^2, 34 G^2, 35 G^4, 36 H^2, 37 H^3, 38 H^4. Je n'insisterai pas plus longtemps sur ces observations, qui sont communiquées ici surtout comme servant à corroborer les précédentes. Je me contenterai de faire remarquer qu'avec cette espèce encore, nous ne constatons aucune ré-

[1] *Arch. für mikr. Anatomie*, t. IX, 1873, p. 667 ; *Studien*, etc., 1876, p. 100, pl. IX, fig. 7-11.

[2] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CII, 1886, p. 1569.

duction de taille chez les individus conjugués. Ceux que j'ai observés variaient entre 45 et 55 μ, chiffres représentant les longueurs les plus ordinaires de ce type.

VIII. LEUCOPHRYS PATULA, GLAUCOMA SCINTILLANS, CHILODON UNCINATUS.

Pl. XV, fig. 39-82.

Leucophrys patula. — Cette espèce, bien qu'assez commune, peut cependant aisément échapper aux recherches, lorsqu'on ignore son habitat préféré. J'ai été moi-même fort longtemps avant de la rencontrer. Ayant eu l'idée de mettre en infusion des débris de cresson acheté au marché, quelques jours plus tard, lorsque l'infusion commença à entrer en putréfaction, je trouvai d'assez nombreuses Leucophres. Depuis lors, j'emploie le même procédé, lorsque je veux me procurer cet Infusoire, et il est fort rare qu'il ne me réussisse pas. La Leucophre habite les eaux vives où croît le cresson, et il s'en trouve toujours quelques individus enlevés et transportés dans les petits paquets de ce végétal, tel qu'on l'apporte sur les marchés.

Mais, lorsqu'on veut étudier la conjugaison, il ne suffit pas de l'avoir ainsi dans les petits aquariums. Les paquets de cresson servent également de véhicule à plusieurs espèces d'acinétiens, qui vivent aussi de préférence dans ces mêmes eaux. Ces acinétiens, dévorant les Leucophres, se multiplient en raison du nombre de celles-ci et les exterminent jusqu'à la dernière, en peu de jours.

Pour échapper à cet inconvénient j'isole des Leucophres en préparation sur un porte-objet, placé en chambre humide, suivant la méthode que j'ai décrite [1]. Les premières Leucophres ainsi isolées doivent être prises à des lieux d'origine différente, et il faut tenir bien à part chacune des cultures. Comme nourriture je donne des *cryptochilum nigricans* et fais ainsi multiplier les Leucophres. Lorsqu'elles sont devenues nombreuses, j'en enlève à l'aide de pipettes

[1] *Archives de zoologie*, t. VI, 1888, p. 179.

un assez grand nombre, prises à deux préparations d'origines différentes, et les mélange sur une nouvelle préparation, pourvue d'une abondante nourriture de cryptochilum. Cette préparation, ainsi disposée, est placée en chambre humide. Les Leucophres mélangées, trouvant d'abord une riche proie, continuent à s'accroître et multiplier. Mais, lorsque cette nourriture vient à s'épuiser, elles se métamorphosent et se mettent à fissiparer rapidement et à plusieurs reprises, pour donner naissance à des rejetons de plus en plus petits. Je n'ai pas à refaire ici l'histoire de la formation de ces petits rejetons et me contente de renvoyer au travail déjà cité plus haut, dans lequel on trouvera tous les détails nécessaires. Je rappellerai seulement que chaque Leucophre, suivant sa taille, se fissipare transversalement en quelques heures, trois, quatre ou cinq fois, et donne ainsi naissance à huit, seize ou trente-deux petits rejetons. Ceux-ci, dépourvus de bouche, ne mangent pas, circulent avec une grande agilité, et ce sont eux qui s'accouplent. Jamais je n'ai vu une Leucophre de grande taille et de forme normale, pourvue de bouche, former une syzygie.

C'est par cette méthode de cultures sur porte-objet que je me suis procuré de nombreuses conjugaisons, qui m'ont permis de suivre sans lacune toute l'évolution fécondatrice de cette espèce. Au 1er février 1887 j'avais isolé une Leucophre, que je mis en culture méthodique, afin de connaître la marche des générations de ses descendantes. Le 10 mai suivant, ayant rencontré des Leucophres d'une nouvelle origine, j'en isolai une et la mis également en culture. Quelques jours plus tard, lorsque j'eus de nombreux individus des deux origines, je commençai à en faire des mélanges. Pendant toute la durée de ce mois et jusqu'au 15 juin, j'exécutai ainsi une série de onze mélanges, qui, tous, me fournirent des centaines et même des milliers d'accouplements. Le nombre de générations des descendantes de l'isolée du 1er février, qui, au premier mélange, atteignait déjà trois cent cinquante, s'éleva pendant cette période jusqu'au chiffre de quatre cent quatre-vingt-quinze. Quant aux nombreux in-

dividus, laissés non mélangés sur les préparations mères et abandonnés sans nourriture, ils se métamorphosèrent également en petits rejetons, mais sans jamais contracter une seule union.

Je continuai ces mélanges et en exécutai encore sept du 23 juin au 14 juillet; mais ils demeurèrent tous stériles. Je crois pouvoir expliquer cette stérilité par le grand âge, la vieillesse des descendantes de l'isolée du 1er février. Au 23 juin elles étaient déjà arrivées à leur 540e bipartition depuis le commencement de cette culture. D'ailleurs leur dégénérescence sénile s'accusa d'une façon évidente pendant le cours du mois de juillet, et, le 23, la culture s'éteignit tout entière et d'elle-même, après avoir atteint un total de six cent soixante générations.

Afin de jeter un peu plus de lumière sur cette intéressante question des mélanges, j'en ai fait un certain nombre, en variant les conditions d'origine des Leucophres. Ainsi, du 13 juin au 10 juillet, je fis cinq mélanges de descendantes de l'isolée du 1er février avec des descendantes d'une ex-conjuguée. Les premières en étaient respectivement, à chaque mélange, à leur 485e, 540e, 580e, 610e et 620e génération, les secondes à leur 38e, 91e, 131e, 163e et 174e génération depuis l'accouplement de leurs progéniteurs. Ces mélanges ne me donnèrent aucune conjugaison.

Du 9 juin au 3 août j'ai fait sept mélanges des descendantes de l'isolée du 10 mai mentionnée plus haut, avec les descendantes d'une ex-conjuguée. J'ignore le nombre des générations des premières; mais les secondes étaient issues d'une ex-conjuguée isolée le 5 juin, et, respectivement à chaque mélange, en étaient arrivées à leur 18e, 28e, 70e, 131e, 193e, 204e et 271e génération. Tous ces mélanges demeurèrent stériles.

Du 8 au 29 juin j'ai exécuté dix mélanges entre les descendantes de deux ex-conjuguées, provenant d'un même couple. Dans ces dix mélanges, le nombre des générations depuis l'accouplement des deux progéniteurs a varié depuis douze jusqu'à cent vingt-deux. Aucune conjugaison ne se produisit. Enfin, deux mélanges faits avec

les descendantes de deux ex-conjuguées, provenant de couples distincts et ayant de douze à quatre-vingts générations depuis la disjonction, sont également demeurés stériles.

Si nous essayons de résumer ces nombreuses expériences, nous trouvons onze mélanges féconds contre trente et un mélanges parfaitement stériles. Les onze mélanges féconds ont été faits avec des Leucophres provenant, d'une part, d'une culture isolée suivie pendant de nombreuses générations (350 à 495); issues, d'autre part, d'une nouvelle culture, commencée avec un progéniteur d'une origine différente. Les trente et un mélanges stériles peuvent, quant à l'origine des Leucophres, se diviser en deux groupes. Nous trouvons d'abord une série de sept mélanges, effectués avec des animaux très vieux par le nombre de leurs générations. Dans les vingt-quatre autres, au contraire, interviennent toujours des Leucophres n'ayant qu'un faible nombre de générations depuis l'accouplement de leur progéniteur. Les unes paraissent donc trop vieilles, les secondes au contraire trop jeunes. A ces trente et un mélanges stériles il faut encore ajouter les préparations mères, trois à quatre fois plus nombreuses, d'où ont été extraites toutes les Leucophres mélangées, et sur lesquelles j'ai toujours laissé vivre de nombreux individus non mélangés, en les abandonnant sans plus leur donner de nourriture. Ces individus, toujours issus d'un progéniteur commun et n'étant séparés entre eux que par quinze à vingt générations au plus, ne se sont jamais conjugués.

Les conséquences logiques de ces expériences paraissent bien évidentes et il semblerait qu'on puisse les résumer dans la formule suivante : les Leucophres ne se conjuguent pas entre proches parentes, et, après un accouplement, il doit s'effectuer plus de deux cent cinquante à trois cents générations fissipares avant que les descendante d'une ex-conjuguée soient aptes à contracter une nouvelle union.

Cette loi, avec son apparence de simplicité, est faite pour plaire à l'esprit. Mais cette simplicité pourrait bien n'être qu'un leurre, et

je dois maintenant faire connaître trois autres expériences, qui semblent la contredire.

Les 26 et 28 mai je fis deux mélanges avec les descendantes de deux ex-conjuguées, provenant de deux couples distincts. Les Leucophres en étaient à leur 21e et 28e bipartition, depuis l'accouplement des deux progéniteurs. Il se forma de nombreux couples dans ces deux mélanges. Du premier mélange j'isolai cinq couples, en leur donnant de la nourriture. Un d'eux effectua régulièrement sa disjonction. Des deux ex-conjuguées, l'une, après avoir recommencé à manger, ne tarda pas à s'arrêter, puis périt après deux jours. L'autre ex-conjuguée se comporta d'abord beaucoup mieux. Se nourrissant avidement, elle se fissipara une première fois vingt-quatre à vingt-cinq heures après la disjonction. Les descendantes de ces deux rejetons se fissiparèrent encore trois fois, puis alors cessèrent de prendre de la nourriture, s'atrophièrent et périrent. Les quatre autres couples succombèrent sans se développer. Les gamètes n'arrivèrent même pas à se disjoindre, et la mort survint trois à quatre jours après l'accouplement. — Du second mélange j'isolai quatorze couples. Tous avortèrent comme les précédents. Deux ou trois ex-conjuguées seulement commencèrent à reprendre de la nourriture ; mais aucune d'elles ne réussit à se développer, et toutes moururent avant d'arriver à leur première bipartition.

Enfin, le 2 juin, je fis un troisième mélange de descendantes d'une ex-conjuguée, arrivées à leur 50e génération, avec des descendantes de l'isolée du 10 mai, déjà mentionnée plus haut. Ce mélange fut encore très fécond. Mais, en ayant isolé huit couples, je les vis se comporter de la façon suivante : cinq avortèrent totalement, les dix ex-conjuguées ayant péri sans se réorganiser ; chez le sixième, une ex-conjuguée mourut sans se réorganiser, la seconde recommença à manger, puis cessa et périt avant d'arriver à sa première bipartition ; chez le septième couple, les deux ex-conjuguées reprirent de la nourriture, puis l'une mourut avant de se fissiparer, la seconde au contraire réussit à se fissiparer deux fois, mais les quatre rejetons

s'atrophièrent et moururent. Enfin, chez le huitième couple, les deux ex-conjuguées se développèrent régulièrement, et j'ai pu suivre leurs descendantes pendant près de trois cents générations successives.

Comment accorder ces trois mélanges féconds d'ex-conjuguées récentes, avec les résultats opposés des nombreuses autres expériences? Le fait semble d'abord assez embarrassant. Mais cependant, si l'on réfléchit à l'avortement à peu près constant de ces conjugaisons (dix-huit sur dix-neuf), cette apparente contradiction se trouve fortement atténuée. On devrait admettre que, dans certains cas mal définis, il peut y avoir conjugaison entre les descendantes d'ex-conjuguées récentes; mais que ces accouplements avortent presque toujours et entraînent la mort des gamètes. Les cas de conjugaisons avortant régulièrement ne sont pas rares, et nous aurons, dans la suite de ce travail, plus d'une fois l'occasion d'en signaler. Mais je n'insiste pas plus longuement ici sur cette question des mélanges, puisque nous devons y revenir plus tard d'une façon plus complète.

Les éléments micronucléaires sont assez délicats et souvent difficiles à voir. Après avoir essayé de divers procédés de préparation, je me suis arrêté au suivant : fixer par le sublimé à 1 pour 100 et éclaircir lentement et immédiatement par la glycérine. Dans quelques cas, après avoir étudié les préparations ainsi faites, j'ai lavé la glycérine, puis coloré par le vert de méthyle acidulé et finalement éclairci de nouveau par la glycérine. Ces préparations ainsi colorées peuvent parfois être de quelque utilité pour les phases du stade H.

Je n'ai constaté aucun rapport entre les heures de la journée et le moment de la formation des syzygies. Je les ai, en effet, vues commencer à toutes les heures du jour et de la nuit.

Avec une température de 20 à 21 degrés centigrades, la période d'accouplement dure environ vingt-quatre heures; mais il ne faut pas oublier que, chez cette espèce, la disjonction s'effectue fort tard, jusque pendant la troisième phase du stade H. La durée de la syzygie, ramenée aux six ou sept premiers stades seulement, devrait donc être beaucoup raccourcie.

Les conjoints se soudent seulement par leurs extrémités antérieures et se tiennent ainsi parallèlement l'un à l'autre, comme nous l'avons déjà vu pour le *C. colpoda*. La surface de coalescence paraît cependant relativement un peu plus étendue que chez celui-ci. A l'état vivant ils nagent ainsi dans cette position parallèle; mais lorsque rien ne vient les déranger ou les inquiéter, ils demeurent le plus souvent dans une immobilité complète. J'ai observé plusieurs fois trois individus conjugués ensemble.

Ces petites gamètes sont, tout naturellement, beaucoup plus petites que les Leucophres libres et munies de leur appareil buccal. La différence de taille et de volume peut même descendre, comme nous l'avons vu, dans le rapport de 1 à 32. Cette réduction de taille, qui, de prime abord, semble complètement différente de celle que nous avons constatée chez les Paramécies, n'est peut-être qu'un phénomène de même nature. Les Leucophres, en effet, se métamorphosent et se fissiparent en petites gamètes, dès qu'elles ont épuisé leur nourriture. Par suite de cette métamorphose et de l'intensité des phénomènes fissipares qui lui succèdent, le début et la cause de ces actes sont très faciles à discerner. Les Paramécies, de leur côté, nous le savons, se conjuguent également à la suite d'une disette d'aliments et avec une taille un peu réduite. Il est fort possible que cette diminution de taille soit le résultat d'une division fissipare unique, se produisant sous l'influence du manque de nourriture et, par conséquent, non compensée par un accroissement végétatif ultérieur. La cause serait donc la même que chez la Leucophre; mais échapperait à l'observation directe, par suite de sa moindre intensité et surtout par suite de l'absence d'une métamorphose précédant cette unique bipartition.

Le micronucleus des Leucophres, à l'état de repos (fig. 39), a la forme d'un petit corpuscule sphérique, mesurant au plus 3 à 4 μ en diamètre. Sa substance, composée d'une trame plasmique extrêmement délicate, apparaît finement granuleuse et se colore d'une façon diffuse et peu intense par les teintures microchimiques. La

chromatine n'y existe donc qu'en assez faible proportion. La membrane périphérique est si délicate, qu'on ne la distingue qu'avec la plus grande difficulté. Il est toujours accolé au macronucleus en un point quelconque de son pourtour.

Dès que les gamètes se sont unies, le micronucleus commence par se gonfler, en se détachant et s'écartant du macronucleus (fig. 40) et entre ainsi dans la première phase du stade d'accroissement A. Sa membrane périphérique est devenue nettement apparente et enveloppe une zone claire, dont le centre est occupé par la masse plasmique granuleuse, encore non modifiée. Avec la seconde phase de A (fig. 41), il continue à se gonfler, en commençant à s'allonger un peu dans un sens déterminé. La substance plasmique se dispose longitudinalement dans le même sens et s'étire en une traînée, s'épanouissant en éventail par une des extrémités, que nous appellerons antérieure.

Plus tard (fig. 42), cet allongement, en se continuant, donne au micronucleus cette forme lancéolée aiguë à ses deux extrémités, que nous avons déjà décrite chez d'autres espèces. Les traînées plasmiques internes s'étalent en éventail, en rayonnant de l'extrémité postérieure vers l'extrémité antérieure. Avec la troisième phase, l'accroissement atteint à son degré maximum, et nous trouvons des formes bizarres (fig. 43, 44 et 47), remplaçant les croissants des Paramécies. Ce sont de grands rubans, plus ou moins sinueux et recourbés, toujours un peu renflés en ampoule à une de leurs extrémités (postérieure), tandis que l'autre s'effile en pointe aiguë. Le plasma interne s'est condensé en un mince cordon, tendu longitudinalement d'une extrémité à l'autre de ces tubes rubanaires. Pendant la quatrième phase (fig. 45), le micronucleus sa rapetisse et se condense, sous la forme d'un gros fuseau, avec le plasma interne ramassé en un épais cordon longitudinal, allant d'un pôle à l'autre du fuseau. Un peu plus tard le plasma se dilate, pour ainsi dire, dans la cavité du fuseau et la remplit des fines mailles d'une trame délicate, dans laquelle on distingue plus ou moins vaguement une orientation lon-

gitudinale (fig. 46). Avec cette forme, nous sommes arrivés à la première phase du stade de division B.

Les stades B et C (fig. 48 et 49) ne nous présentent rien de particulier. Ils se terminent par la production de quatre corpuscules micronucléaires (fig. 50), dont le plus en avant, vers le point de coalescence des gamètes, continue à évoluer (stade D), tandis que les trois autres se transforment en corpuscules de rebut et disparaissent par résorption. Cette résorption s'effectue rapidement; car, dès la phase 3 de ce nouveau stade (fig. 51), on ne trouve plus trace des corpuscules éliminés. Quant au corpuscule persistant, il affecte, dans son développement, une disposition (fig. 52) tout à fait semblable à celle que nous avons décrite chez le *Colpidium colpoda*. Des deux nouveaux corpuscules qui en résultent, l'un, le pronucleus mâle, est refoulé en avant, par le tube connectif, vers le centre de coalescence des deux gamètes, tandis que l'autre, le pronucleus femelle, est repoussé en arrière, vers le milieu du corps.

Au début du stade E (fig. 53), nous constatons encore ici une superposition du pronucleus mâle de la gamète de droite, au-dessus de celui de la gamète de gauche. Cette superposition nous permettra de suivre le mouvement d'échange. A ce moment, les pronucleus, tant mâles que femelles, se composent d'une membrane nettement apparente et d'une masse centrale opaque et presque homogène, séparée de la membrane par une zone claire. Aucune différence de volume et de structure ne paraît exister entre eux. Les pronucleus femelles, suspendus librement dans le cytoplasme, ont des formes sphériques ; les pronucleus mâles, au contraire, subissant sans doute une pression, causée par le mouvement d'échange, s'étirent en fuseaux oblongs. Sur la figure 54, nous voyons l'échange déjà effectué. Le pronucleus mâle de droite est passé à gauche et apparaît encore dans un plan un peu plus élevé que le pronucleus mâle de gauche, passé à droite. Avec la figure 55, nous assistons à la copulation des pronucleus mâles et femelles, qui viennent de se rencontrer. Ils s'accolent l'un à l'autre, et leurs membranes se résorbent

en leur point de contact, laissant encore les masses plasmiques centrales indépendantes. Enfin, la figure 56 nous représente, chez le conjoint de droite, la fusion des pronucleus complètement achevée, et le nouveau nucleus mixte à la première phase du stade suivant. La texture de ce nouveau nucleus est celle d'une trame délicate, ayant un aspect finement granuleux et enveloppée d'une membrane nettement visible. La copulation ne se fait donc pas, chez la Leucophre, avec des pronucleus à structure fibreuse, comme chez les Paramécies.

Le nouveau nucleus mixte, ainsi reconstitué, continue immédiatement l'évolution et traverse d'abord le stade de division F (fig. 57). Les deux corpuscules nucléaires, résultant de cette première division, vont toujours se placer près de l'extrémité postérieure du corps et y parcourent les premières phases du dernier stade de division G. Pendant les dernières phases de cette division (fig. 58 et 59), de longs tubes et filaments connectifs s'allongent entre les nouveaux corpuscules nucléaires, dont deux sont refoulés en avant jusqu'à l'extrémité antérieure du corps, les deux autres demeurant à l'extrémité postérieure.

Lorsque ces filaments connectifs se sont résorbés (fig. 60), on trouve dans chaque gamète quatre petits corpuscules nucléaires, divisés en deux groupes de deux, l'un en avant, l'autre en arrière. A ce moment, nous sommes arrivés à la première phase du stade H. Ces quatre corpuscules sont complètement identiques entre eux par la forme, le volume et la structure. Ce sont de petites sphères mesurant, en diamètre, à peine 3 μ et composées d'une membrane périphérique, enveloppant une zone claire, recouvrant elle-même une masse centrale, dense et opaque.

Chez cette espèce, comme chez les précédentes, les deux corpuscules antérieurs vont s'accroître et se transformer en de vrais noyaux, tandis que les deux postérieurs, arrêtés ici dans leur développement, ont revêtu d'une façon définitive le caractère de micronucleus. Un peu plus tard, en effet, nous trouvons les deux corpuscules anté-

rieurs déjà accrus (fig. 61) et mesurant de 4 à 5 μ. Leur structure s'est également modifiée. Toute la cavité de la membrane est occupée par un peloton de filaments délicats et sinueux, enroulés et tassés les uns sur les autres dans un enchevêtrement inextricable. A cette phase (H^2, H^3), il est fort probable que ces noyaux rudimentaires ne se colorent pas par les teintures microchimiques ; mais je n'ai point fait d'expériences à cet égard. Les deux micronucleus n'ont pas encore quitté leur lieu d'origine.

Enfin, pendant la dernière phase de leur développement (H^4), les deux nouveaux nucleus continuant à s'accroître, leur membrane se trouve soulevée et séparée de la masse centrale par une zone claire. La masse centrale est devenue plus dense et plus opaque (fig. 62 et 63) et elle se colore par les teintures. Plus tard cette masse centrale envahit toute la cavité délimitée par la membrane, faisant ainsi disparaître la zone claire (fig. 65 et 66). Pendant cette dernière phase, les micronucleus sont venus rejoindre les deux noyaux dans la région médiane du corps.

La disjonction s'effectue pendant cette dernière phase et, comme nous l'avons dit, environ vingt-deux à vingt-quatre heures après le début de la syzygie, la température étant de 20 à 21 degrés centigrades. Les ex-conjuguées, en se séparant, demeurent complètement immobiles et sont dépourvues de bouche (fig. 63, 64). Cet état d'inertie dure six à huit heures, après lesquelles les Leucophres ont reconstitué leur appareil buccal (fig. 65 et 66) et recommencent à vaguer de droite et de gauche, à la recherche de leurs proies. Lorsque celles-ci sont nombreuses, la première bipartition se fait dix-sept à dix-huit heures plus tard, c'est-à dire vingt-quatre heures après la disjonction et quarante-huit heures après le début de la conjugaison, la température, bien entendu, étant toujours de 20 à 21 degrés centigrades. On remarquera ici, comme chez les espèces précédentes, la longue durée de cette première période végétative. Une Leucophre ordinaire, en effet, se serait fissiparée trois à quatre fois dans le même temps, avec cette température.

Il m'a semblé, sans que cependant je sois arrivé à une certitude bien claire, que les nouveaux nucleus et micronucleus pouvaient se comporter de diverses façons, à l'égard de cette première bipartition. Ainsi, j'ai observé des ex-conjuguées, chez lesquelles un des micronucleus avait disparu par résorption (fig. 65 et 66). Dans ce cas, le micronucleus unique devait se diviser en deux au moment de la première bipartition et un des nouveaux noyaux aller à chaque rejeton. Chez d'autres ex-conjuguées, pourvues également d'un seul micronucleus, les deux nouveaux noyaux étaient en voie de se fusionner. Au moment de la première bipartition, ce noyau unique devait donc aussi se diviser en deux, comme dans les divisions fissipares ordinaires. Enfin, d'autres ex-conjuguées, très nourries et prêtes à exécuter leur première bipartition, possédaient encore leurs deux nouveaux noyaux et micronucleus. Chez celles-ci, la première division fissipare devait s'effectuer par une simple répartition égale d'un noyau et d'un micronucleus à chaque rejeton.

Jusqu'ici nous n'avons rien dit du noyau primitif des deux gamètes. Il se comporte exactement comme celui du *Colpidium colpoda*. On le retrouve, en effet, jusqu'au commencement du stade H, avec sa texture non modifiée. Mais, pendant les dernières phases de ce stade, il se condense et sa substance devient absolument homogène, tout en se colorant encore par les teintures (fig. 62, 63). Puis cette substance fond peu à peu, pour ainsi dire (fig. 64), et se résorbe sans laisser de trace.

J'ai fait plusieurs cultures d'ex-conjuguées et de leurs descendantes, en enregistrant, jour par jour, le nombre de divisions fissipares, afin de voir si, au sortir de la conjugaison, la faculté de reproduction était plus énergique. Simultanément, j'observais la reproduction de Leucophres, tenues en culture depuis plusieurs centaines de générations. Je n'ai constaté aucune différence, et, anciennement ou nouvellement conjuguées, les Leucophres se sont accrues et multipliées avec des rapidités parfaitement égales.

Les anomalies sont assez fréquentes. Je ne décrirai que la plus

commune. Ce sont des couples, dont un ou les deux conjoints ne contiennent plus autre chose que l'ancien nucleus en voie de régression, tel qu'on l'observe au début de la phase H[4]. Ces couples sont nécessairement destinés à périr, soit qu'ils ne réussissent pas à effectuer leur disjonction, ou que les ex-conjuguées n'arrivent pas à se réorganiser et meurent sans prendre de nourriture.

Personne, avant la note que je présentai à l'Académie des sciences dans sa séance du 18 juillet 1887[1], n'avait encore observé la Leucophre à l'état de conjugaison.

Glaucoma scintillans. — J'ai rencontré plusieurs fois des accouplements de cette espèce, mais toujours en petit nombre. Je n'en ai donc pas fait une étude complète. Comme préparation, je fixe par le sublimé à 1 pour 100, lave par une série d'alcools gradués pour déshydrater, et j'éclaircis par la glycérine. Après avoir observé ces préparations ainsi fixées, j'ai quelquefois lavé la glycérine, puis coloré au vert de méthyle acidulé et, finalement, éclairci de nouveau par la glycérine. Ces images colorées servent à contrôler les précédentes.

Les deux conjoints ne s'accolent et se soudent l'un à l'autre que par la partie du corps antérieure à la bouche. Cette dernière et tout le reste du corps demeurent toujours entièrement libres. Les gamètes observées par moi avaient des longueurs variant entre 38 et 45 μ. Ces longueurs répondent assez bien à la taille moyenne de cette espèce qui, suivant Stein, peut osciller entre 23 et 70 μ. On ne peut donc dire qu'il y a réduction de taille chez le Glaucoma, avant de se conjuguer.

N'ayant que des observations fragmentaires sur l'évolution du micronucleus, je vais les énumérer rapidement avec le renvoi aux figures les représentant.

Le micronucleus toujours unique, traverse d'abord le stade d'accroissement, avec des formes semblables à celles du Colpidium et

[1] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CV, 1887, p. 175.

de la Leucophre. La figure 67 nous donne, en effet, la troisième des phases de ce stade. Avec la figure 68, nous nous trouvons à la dernière phase du stade B. La figure 69 représente le stade D tout à son début, avec quatre corpuscules micronucléaires absolument identiques entre eux. L'un d'eux, situé plus en avant, va aller se placer au milieu du point de coalescence des gamètes (fig. 70), pour y continuer son évolution; tandis que les trois autres passeront à l'état de corpuscules de rebut, en se résorbant. La figure 71 nous représente le stade G à son début, avec les deux nouveaux corpuscules nucléaires dans la région postérieure du corps et se préparant ainsi à la dernière division, d'où résultera la différenciation finale en nucleus et micronucleus. Enfin, avec la figure 72, nous sommes arrivés au stade H^3. Les deux nouveaux nucleus sont fortement accrus, et à côté d'eux se trouvent les deux micronucleus. L'ancien nucleus, en voie de résorption, s'est fortement condensé et sa substance, déjà presque complètement désorganisée, est devenue complètement homogène. Toute cette évolution, on le voit, suit pas à pas celle de l'espèce précédente.

La conjugaison de cette espèce a été observée par Ehrenberg [1], qui a assez bien figuré l'attitude des conjoints. Balbiani [2] figure un couple, au stade C^2. Enfin Bütschli [3] a observé les stades C^2, H^3 (fig. 12) et H^4 (fig. 13), mais sans y apercevoir les nouveaux micronucleus.

Chilodon uncinatus Ehr. — Ce petit Chilodon a été longtemps confondu avec le *Ch. cucullulus*. Ehrenberg lui-même, qui est le créateur des deux espèces, ne les a pas toujours bien distinguées. Toutes ses figures, représentant des couples de Chilodons, appartiennent au *Ch. uncinatus*, et non pas au *Ch. cucullulus*. J'ai déjà précisé ailleurs [4] la caractéristique distinctive de cette petite espèce. Je

1 *Die Infusionsthierchen*, etc., 1838, pl. XXXVI, fig. V, 5-10.
2 *Phénomènes sexuels*, 1861, p. 127, pl. IX, fig. 21.
3 *Studien*, etc., 1876, p. 102, pl. IX, fig. 12, 13.
4 *Archives de zoologie*, t. I, 1883, p. 441, note.

considère les *Ch. curvidentis* Gruber et *Ch. dentatus* de Bütschli (*Protozoa*, pl. LX, fig. 7) comme de simples synonymes. Nous trouverons encore dans la taille des gamètes un excellent caractère distinctif des deux espèces. Le *Ch. cucullulus* se conjugue, en effet, avec des longueurs de 90 à 115 μ (Stein, Engelmann), tandis que le *Ch. uncinatus* n'en a que de 30 à 40.

Le *Ch. uncinatus* est assez commun, et il n'est pas rare de le rencontrer à l'état de conjugaison ; mais il possède une propriété biologique particulière, qui rend l'étude de sa conjugaison assez difficile. Il peut, en effet, se fixer et adhérer très fortement par sa face inférieure aux objets sur lesquels il court. Cette propriété lui sert de moyen de défense contre les grosses espèces carnassières, qui ne réussissent pas à l'attirer avec leur tourbillon alimentaire, ou à le saisir avec leurs lèvres vibratiles. J'ai souvent vu ce petit Chilodon vivre impunément sur la même préparation, en compagnie de grosses Oxytrichides, qui avaient dévoré en peu de temps les Cryptochilum et Cyclidium, se trouvant dans les mêmes eaux. Cette propriété adhésive lui permet de résister au courant d'aspiration des pipettes. Dès qu'il sent l'ébranlement causé par l'approche de la pipette, il s'arrête et se fixe. Impossible de le transporter d'une préparation sur un autre porte-objet. On est donc réduit à le tuer sur la préparation même, où on l'a placé pour le faire conjuguer. Le plus simple est de le mettre en chambre humide sur porte-objets non recouverts d'une lamelle mince, et de ne poser celle-ci qu'au moment jugé opportun pour la fixation. Je tue par le sublimé à 1 pour 100 et j'éclaircis lentement par la glycérine. La coloration par le vert de méthyle ne donne pas de bons résultats.

Les gamètes, en s'accouplant, s'unissent et se soudent par la région antérieure de leur corps, celle de droite, la face inférieure en l'air, celle de gauche, cette face inférieure en dessous. Dans cette position, les deux appareils buccaux affrontent leurs orifices assez exactement en face l'un de l'autre. Ainsi que je l'ai déjà dit, la taille de ces gamètes varie entre 30 et 40 μ, longueurs qui sont également

les plus ordinaires chez les individus non conjugués. Le *Chilodon uncinatus* ne se prépare donc à l'accouplement par aucune réduction de taille.

Le micronucleus est toujours unique. Pendant le stade A (fig. 73), il s'accroît, en prenant des formes semblables, à celles décrites chez les espèces précédentes. La figure 74 représente le stade B^4. Je n'ai pas observé le stade C. Avec la figure 75, nous sommes arrivés en D^2. Nous y voyons quatre corpuscules micronucléaires, dont un en voie d'évolution, les trois autres transformés en corpuscules de rebut et se résorbant. La figure 76 représente D^3. Le corpuscule persistant est venu se placer en avant, au-dessus de l'appareil buccal ; un des corpuscules de rebut existe encore. La figure 77 représente D^4. Les deux corpuscules persistants, en voie d'élongation, sont placés à cheval dans le plan de coalescence des deux gamètes. Les corpuscules de rebut sont encore presque tous présents. Les deux appareils buccaux ont abandonné leur position normale et reculé en arrière dans le corps des gamètes. Ce déplacement ne compromet nullement leur existence, car on les voit reprendre leur place, immédiatement après l'échange des pronucleus (fig. 79). Enfin, avec la figure 78, nous sommes arrivés en D^5. Je n'ai observé que ce couple unique à cette phase ; aussi je ne le communique ici qu'avec la plus grande réserve. Si l'avenir devait confirmer l'exactitude de cette observation, il en résulterait que, chez cette espèce, le mouvement d'échange des pronucleus mâles s'effectuerait simultanément avec la division du stade D. Nous voyons, en effet, le tube connectif à cheval sur le plan de coalescence des gamètes, refoulant à chacune de ses extrémités un petit pronucleus dans le corps de chacun des conjoints. Le second tube connectif devait déjà être résorbé. Chez la gamète de droite, on voit en avant un petit pronucleus libre ; chez celle de gauche, j'en ai cherché un semblable sans réussir à l'apercevoir. Mais il pouvait se trouver masqué par le nucleus primitif et échapper ainsi à la vue.

Le mode d'échange des pronucleus mâles, tel que je viens de le

décrire, n'a rien d'improbable. Plus loin, nous verrons que chez les Vorticelles, ce phénomène suit toujours une marche fort analogue.

La disjonction s'effectue presque immédiatement après l'échange des pronucleus. En effet, la figure 79 nous représente un ex-conjugué chez lequel les deux pronucleus, encore distincts, sont en voie de copuler. Avec la figure 80, nous sommes arrivés en F[1]. Cette division du nouveau nucleus de rajeunissement est unique et n'est pas suivie, comme chez les espèces précédentes, d'une seconde, correspondant au stade G. J'ai observé, en effet, d'assez nombreux ex-conjugués, semblables aux deux dessinés figures 81 et 82. Ils représentent les deux phases extrêmes du stade de reconstitution, mais j'ai vu toutes les phases intermédiaires d'accroissement du nouveau nucleus. Partout et toujours, je n'ai aperçu que deux nouveaux noyaux, l'un arrêté en son développement et représentant un micronucleus, l'autre, au contraire, s'accroissant et reconstituant un nucleus nouveau. Chez cette espèce, l'organisation normale des ex-conjugués se trouve donc rétablie dès la fin du stade de reconstitution H, et sans division fissipare préalable.

Le nucleus primitif ne subit aucune modification, jusqu'au stade D. Mais, à partir de ce moment, sa structure éprouve de profonds changements. Tantôt il se fragmente en deux (fig. 79, 81), tantôt il demeure simple (fig. 80, 82). Sa substance se désorganise en se condensant, et je crois, sans cependant l'avoir observé directement, qu'il finit par disparaître en totalité par résorption.

Ehrenberg[1] est le seul auteur qui paraisse avoir observé antérieurement la conjugaison de ce petit Chilodon, mais, comme nous l'avons dit, en le confondant avec son grand congénère.

L'accouplement du *Chilodon cucullulus* a été, au contraire, observé par Stein, Engelmann, Bütschli et Balbiani. Nous examinerons rapidement les faits constatés par ces deux derniers observateurs.

[1] *Die Infusionsthierchen*, etc., 1838, pl. XXXVI, fig. VII, 5-10.

Bütschli[1] a vu les stades A^3 (fig. 20), B^3 et B^5 (fig. 22, 23), et H^4 (fig. 21). Les deux formes de conjugaison, dont il parle dans ses *Protozoa* (p. 1606), existent bien réellement; mais l'une appartient au *Chilodon cucullulus* (sa fig. pl. 61, 1 *b*), l'autre à notre *Ch. uncinatus* (sa fig. pl. 61, 1 *c*).

Les observations de Balbiani n'ont pas été publiées par lui-même, mais par un de ses amis, M. Binet[2]. Aussi, ignorons-nous jusqu'à quel point, nous devons les considérer comme exprimant la véritable manière de voir du célèbre micrographe. M. Binet, en effet, aura pu laisser échapper quelques inexactitudes, en interprétant et reproduisant des travaux étrangers à ses études personnelles. En tout cas, il s'est fortement mépris, en croyant nous donner le tableau complet de la conjugaison du *Chilodon cucullulus*. Sa figure A représente le stade A tout à son début; sa figure B, le stade B^5 ; sa figure C, le stade C^3 et non pas la copulation des pronucleus ; enfin, ses figures D et E, les phases 3 et 4 du stade H.

Ces observations de Bütschli et de Balbiani nous démontrent que l'évolution fécondatrice suit, chez les deux Chilodons, une marche parfaitement identique.

IX. CRYPTOCHILUM NIGRICANS, CYCLIDIUM GLAUCOMA, COLEPS HIRTUS, LOXOCEPHALUS GRANULOSUS.

Pl. XVI, fig. 1-18.

Je réunis ces quatre petites espèces, parce que leur évolution fécondatrice suit, dans toutes ses phases, une marche parfaitement identique. Je n'ai d'observations complètes pour aucune d'entre elles. Celle que j'ai la plus étudiée est le *Cryptochilum nigricans;* c'est donc avec lui que nous commencerons, en le prenant pour type[3].

[1] *Studien*, etc., 1876, p. 105, pl. VII, fig. 20-23.

[2] A. Binet, *Études de psychologie expérimentale*, Paris, Doin, in-12, 1888, p. 182.

[3] Bütschli, dans ses *Protozoa* (p. 1706, pl. LXIV, fig. 1), a cru devoir confondre le *Cryptochilum nigricans* avec l'*Uronema marina* de Dujardin. C'est une erreur, car ces deux espèces sont bien distinctes. La première est à la fois d'eau douce et

Rien n'est plus aisé que de se procurer des conjugaisons du *Cryptochilum nigricans*, et je ne crois pas qu'il existe un autre Cilié, se rencontrant plus fréquemment en syzygie. Comme il pullule partout, il suffit de préparer une infusion quelconque, pour être à peu près sûr de le rencontrer. Dès qu'on en possède une riche culture, il faut en isoler des groupes, sur préparations tenues en chambre humide et, aussitôt que la nourriture y sera épuisée, on le verra presque à coup sûr s'accoupler. Si je n'en ai pas fait une étude plus complète, c'est que j'ai préféré m'attacher à l'observation d'espèces de plus grande taille.

L'extrême délicatesse de ses éléments micronucléaires est, en effet, une grande cause de difficulté dans cette étude. Après avoir essayé de divers réactifs, je me suis arrêté au mode de préparation suivant, comme me donnant les meilleures images. Je tue et fixe par le sublimé à 1 pour 100. Lorsque j'ai le temps d'étudier immédiatement ces préparations, je les ferme de suite dans cet état. Mais il faut que leur examen microscopique ne dure pas plus de trois à quatre jours, car après ce temps elles s'altèrent. Lorsque je tiens à les conserver plus longtemps, je laisse la glycérine pénétrer lentement et remplacer le liquide fixateur. Dans ce nouveau milieu, les images, encore bonnes, perdent cependant un peu de leur netteté et sont d'une étude plus difficile.

Les gamètes s'unissent et se soudent l'une à l'autre uniquement par la portion de leur corps antérieure à la bouche, celle-ci et tout le reste du corps restant toujours libres. J'ai observé quelques cas de triples conjugaisons. La taille des gamètes varie entre 22 et 30 μ. Ces longueurs sont également les plus ordinaires chez les indi-

marine, la seconde uniquement marine. Cette dernière, pour être exactement définie, exigerait un travail assez long, car il y a plusieurs formes très voisines par leur taille et leur organisation, dont il faudrait préciser les diagnoses. Quant au *Cryptochilum nigricans*, je crois l'avoir assez exactement décrit et figuré (*Archives de zoologie*, t. I, 1883, p. 411, pl. XIX, fig. 15-19) pour qu'on puisse le distinguer aisément, partout où il se rencontrera. Möbius a donné tout récemment (*Archiv für Naturgeschichte*, 1888, t. I, pl. X, fig. 12-20) des figures assez exactes de l'*Uronema marina*.

vidus libres. On en rencontre bien quelquefois pouvant atteindre jusqu'à 40 et 50 μ ; mais ce sont de rares exceptions.

Le micronucleus est toujours unique et accolé, en un point quelconque, sur le pourtour du macronucleus. Sa forme est celle d'une petite sphère, mesurant environ 2 μ. Examiné avec un fort grossissement, il a un aspect granuleux et se colore assez bien par les teintures microchimiques.

Pendant le stade A (fig. 1), le micronucleus s'accroît fortement et prend des formes en longs tubes rubanaires, semblables à celles que nous avons vues chez les espèces précédentes. Avec le stade B (fig. 2), nous le trouvons raccourci en fuseau et en voie de division. Je n'ai pas observé de couples dans les stades C, D et E. La figure 3 représente un couple en F^3, avec le nouveau nucleus mixte ayant à peu près achevé sa première division. Avec la figure 4, nous voyons un couple en $\frac{G^3}{1}$, et avec la figure 5 un ex-conjugué en $\frac{G^3}{2}$. La disjonction s'effectue donc entre ces deux stades. Les quatre fuseaux nucléaires de $\frac{G}{2}$, par leur troisième et dernière division, donnent naissance à huit corpuscules (fig. 6), comme chez le *Paramecium caudatum*. Nous sommes ici au début du stade de reconstitution H.

Ces huit corpuscules sont tout d'abord parfaitement identiques entre eux. Ils ont la forme de petites sphères, mesurant à peine 2 μ, et se composent d'un contenu central, enveloppé d'une membrane périphérique. Sous cette forme, ce sont de véritables micronucleus. L'un d'eux, subissant un arrêt de développement, s'arrête et se fixe en cet état micronucléaire. Les sept autres, au contraire, s'accroissent et ont bientôt doublé leur diamètre (fig. 7), en prenant l'aspect de noyaux en voie de développement. Plus tard, leur nombre diminue et on trouve des ex-conjugués avec six, cinq, quatre, trois et deux noyaux (fig. 8-12). En même temps, leurs dimensions s'accroissent considérablement, puisque partis d'un diamètre de 2 μ, ils arrivent à atteindre des diamètres de 5 μ, ce qui représente une augmentation de volume dans le rapport de 1 à 15. Mais je crois que,

sous leur dernière forme, les noyaux ne sont pas parfaitement sphériques, mais aplatis dans un sens. Il en résulte que ce rapport est un peu forcé. Quoi qu'il en soit, cet accroissement est toujours fort grand. Je crois qu'il se fait en grande partie par la coalescence et la fusion des noyaux entre eux. Je dois déclarer que, sur mes préparations, je n'ai jamais observé cette fusion d'une façon bien évidente. Mais comment expliquer sans elle la diminution graduelle du nombre des noyaux et leur accroissement de volume concomitant? Je ne vois pas d'autre explication possible. D'ailleurs il n'est pas rare de voir des ex-conjugués, comme celui de la figure 10, chez lesquels les noyaux présentent entre eux des différences de volume assez sensibles. Les plus gros sont évidemment le résultat d'une fusion.

Le retour à l'état normal, avec un noyau unique, se fait-il toujours ainsi par voie de copulations nucléaires? C'est ce que je ne saurais dire, n'ayant point fait d'expériences pour m'en assurer. Mais il n'y a rien d'improbable à ce que, dans certains cas, la première division fissipare arrive avant la fusion totale de tous les noyaux et qu'il y ait répartition par moitiés égales, entre les deux rejetons, des noyaux existants à ce moment. Nous démontrerons plus loin que les choses se passent ainsi chez les Vorticellides.

L'ancien noyau paraît demeurer sans changement pendant les premiers stades de la conjugaison. Au stade F (fig. 3), nous le trouvons fortement étiré en long. Sa substance s'est comme raréfiée et on ne distingue ses contours qu'avec difficulté. Enfin, arrivé aux phases du stade H, il disparaît en totalité sans laisser de trace.

En terminant, je crois devoir décrire deux cas anormaux, qui m'ont paru assez intéressants. Le premier (fig. 17) était représenté par un couple uni et soudé presque jusqu'à l'extrémité postérieure des deux gamètes, par conséquent bien en arrière de la bouche. La surface de coalescence occupait donc une longueur trois fois plus grande que dans les cas ordinaires. Dans les corps de cette syzygie existaient quatorze noyaux de nouvelle formation et deux micronucleus. Il ne restait plus trace de l'ancien macronucleus. Les nou-

veaux noyaux avaient des structures et des dimensions semblables à ceux de l'ex-conjugué dessiné figure 9. Tous ces noyaux formaient un groupe unique, occupant tout le centre de la syzygie, les corps des deux conjoints étant en communication libre et complète dans toute l'étendue de leurs surfaces de coalescence. Je crois que cette anomalie s'explique par un excès de coalescence des gamètes, qui n'ont plus réussi à se désunir, quand le moment de la disjonction est arrivé.

Dans le second cas (fig. 18), nous avons affaire à un unique ex-conjugué, arrivé à peu près à la même phase de développement que le couple précédent et contenant à lui seul seize corpuscules nucléaires de nouvelle origine, dont huit plus petits, à structure compacte et se colorant vivement par les teintures microchimiques; les huit plus gros, au contraire, se colorant peu et à texture finement granuleuse, comme des noyaux en voie d'accroissement. Ce cas est assez embarrassant, à moins d'admettre que les huit petits corpuscules sont le produit du pronucleus mâle non échangé, et que les huit gros dérivent du noyau mixte de copulation.

Le *Coleps hirtus*, tout au contraire de l'espèce précédente, ne semble se conjuguer qu'assez rarement. Bien qu'il se soit développé dans mes cultures à plusieurs reprises en très grand nombre, je n'ai jamais eu occasion de l'observer à l'état de syzygie. J'ai seulement rencontré par hasard, sur mes préparations, quelques ex-conjugués, chez lesquels j'ai pu constater une reconstitution nucléaire, semblable à celle que nous venons de décrire chez le *Cryptochilum nigricans*. Je n'ai représenté (fig. 13) que la phase avec sept noyaux et un micronucleus ; mais j'ai également observé les phases suivantes avec six, cinq, quatre, trois et deux noyaux de plus en plus volumineux.

Du *Cyclidium glaucoma*, je n'ai également vu que des ex-conjugués pendant leur période de reconstitution nucléaire. J'ai figuré (fig. 14) la seule phase de début avec sept noyaux et un micronucleus ; mais, comme chez le Coleps, j'ai rencontré les autres phases avec six,

cinq, quatre, trois et deux noyaux, croissants de volume avec la diminution de leur nombre.

Mes observations sur le *Loxocephalus granulosus* sont presque aussi incomplètes. J'ai cependant vu plusieurs couples au stade A^3 (fig. 15). Les gamètes sont unies et soudées l'une à l'autre uniquement par la portion du corps antérieure à la bouche. J'en ai mesuré ayant des longueurs de 35 à 50 μ. Comme cet Infusoire ne dépasse guère une longueur de 60 μ, on peut dire qu'il se conjugue sans réduction de taille préalable bien sensible. Le micronucleus, toujours unique, prend, pendant le stade d'accroissement A, des formes rubanaires semblables à celles des espèces précédentes. Je n'ai observé aucun autre des stades de la période de syzygie. En revanche j'ai vu toutes les phases de la période de reconstitution nucléaire, depuis le début avec huit corpuscules nucléaires identiques entre eux et mesurant 3 μ, puis la phase suivante avec un micronucleus et sept noyaux (fig. 16), et enfin successivement six, cinq, quatre, trois et deux noyaux de plus en plus volumineux, les derniers d'un diamètre de 7 μ.

Balbiani, Engelmann et Stein ont vu des *Coleps hirtus* et des *Cyclidium glaucoma* à l'état conjugué, mais sans faire aucune observation intéressante sur les phénomènes internes.

X. PRORODON TERES, ENCHELYS FARCIMEN, DIDINIUM NASUTUM.

Pl. XVI, fig. 19-28.

Mes observations sur ces trois espèces sont fort incomplètes. Je les publie cependant telles quelles, en les réunissant ensemble, à cause d'un fait assez intéressant et qui leur est commun à toutes trois, ainsi qu'à la *Leucophrys patula*, décrite plus haut. Je veux parler de la formation de gamètes de petite taille, par une série de bipartitions rapides et successives, précédant l'accouplement.

Nous commencerons par le Prorodon, sur lequel j'ai réuni les observations les moins incomplètes. J'ai obtenu un certain nombre

de conjugaisons de cette espèce. Le Prorodon s'était multiplié en assez grand nombre dans un de mes petits aquariums. J'eus recours à l'isolement par groupes, sur des préparations placées en chambre humide. Quand la nourriture de ces préparations fut épuisée, je vis les Prorodons se multiplier, en se fissiparant rapidement et en devenant de plus en plus petits. Cet Infusoire est de grande taille et peut atteindre une longueur de 360 μ. Les petits rejetons mesuraient seulement de 80 à 120 μ. Lorsqu'ils furent descendus à cette taille minimum, ils se recherchèrent et s'unirent, en s'accouplant bouche contre bouche (fig. 19).

J'ai pu préparer et étudier une vingtaine de ces couples. Je les ai tués et fixés par le bichlorure de mercure à 1 pour 100, puis éclaircis par la glycérine. Après les avoir étudiés dans cet état, j'en ai coloré quelques-uns par le vert de méthyle acidulé, suivant la méthode décrite pour les espèces précédentes.

Le micronucleus est presque toujours unique. J'ai observé un seul cas où il était double. A l'état de repos, il a la forme d'une petite sphère d'aspect granuleux, mesurant environ 5 μ et se colorant d'une façon diffuse et peu intense par les teintures microchimiques.

Pendant le stade A, il se détache et s'isole du macronucleus, auquel il était accolé, et s'accroît sous une forme tout autre que celles décrites chez les espèces précédentes. Cet accroissement consiste dans une extension, à peu près uniforme dans toutes les directions, de sa membrane périphérique. Quand ce gonflement atteint son maximum, il en arrive à mesurer 16 μ en diamètre (fig. 19), ce qui représente un volume environ trente fois plus grand qu'au début. La substance granuleuse interne ne s'est pas accrue dans la même proportion que la membrane. Elle forme un amas central assez dense, duquel partent en rayonnant dans tous les sens des traînées peu denses, allant aboutir à la paroi interne de la membrane. Le vide, entre ces traînées, est occupé par un suc liquide parfaitement hyalin. Plus tard, ces grosses sphères micronucléaires se condensent

un peu et se transforment directement dans les fuseaux de division du stade B. Mais je n'ai pas d'observations suffisamment complètes, pour décrire avec détail cette transformation.

Pendant toute la durée du stade A, l'appareil buccal, avec ses baguettes œsophagiennes, conserve sa disposition et sa structure normales. Il semble seulement un peu élargi et distendu. Mais dès qu'on entre dans le stade B, il se disloque et les baguettes se disséminent dans le cytoplasme, d'abord par paquets (fig. 20), plus tard isolées irrégulièrement dans toutes les parties du corps (fig. 21 et 22), où elles finissent par se résorber et disparaître, sans laisser de trace. Nous avons vu, au contraire, l'appareil buccal du *Chilodon uncinatus* se conserver intact et, après la disjonction, revenir occuper sa position normale. Les Prorodon sortent donc de la syzygie avec leur bouche complètement désarmée et ne représentant plus qu'une petite fente incapable de saisir et d'absorber aucun aliment.

Pendant les stades B et C (fig. 20 et 21), le micronucleus donne naissance à quatre corpuscules. Du stade D, je n'ai recueilli qu'une observation, dont je donne la figure ici (fig. 22), sans trop savoir comment l'expliquer. On y voit, sur la ligne de coalescence des gamètes, quatre corpuscules affrontés deux à deux. En outre, la gamète d'en bas contient deux autres corpuscules dans sa région postérieure, tandis que celle d'en haut n'en montrait aucune trace. Ces deux corpuscules sont-ils des corpuscules de rebut, non encore résorbés chez la gamète inférieure, tandis qu'ils auraient déjà disparu chez celle d'en haut? C'est ce que je n'ose affirmer. D'un autre côté, que signifient ces quatre corpuscules affrontés deux à deux? S'il n'y en avait que deux, on pourrait les considérer sûrement comme des pronucleus mâles, tout au début de leur mouvement d'échange. Mais ce chiffre de quatre, avec cette disposition, me semble, pour le moment, inexplicable. Toutes ces difficultés ne pourront être résolues qu'à l'aide d'observations plus nombreuses.

Je n'ai rien observé des stades E, F et G. Les figures 23 et 24 nous représentent, au contraire, deux ex-conjugués pendant le stade H. La

première est celle d'un ex-conjugué, tué dix à douze heures après la disjonction. Nous y voyons deux petits corpuscules, ayant l'aspect de micronucleus, et deux corpuscules plus gros, représentant des noyaux en voie de développement. L'ancien nucleus est intact, dans sa forme et sa texture. Un autre ex-conjugué, non figuré et que j'avais tué trente-quatre heures après la disjonction, avait ses organes internes exactement dans le même état. Ni l'un ni l'autre ne montraient trace de l'appareil buccal. La seconde figure n° 24 représente un ex-conjugué, tué six jours et demi après la disjonction. La bouche et son œsophage sont reconstitués et le Prorodon, ayant recommencé à manger, s'est accru. Quant à l'appareil nucléaire, il se trouve toujours à peu près dans le même état, avec cette seule différence, qu'ici nous trouvons trois nouveaux noyaux en voie de croissance et un seul micronucleus. L'ancien nucleus est toujours présent, sans trace de désorganisation. Ces observations, si incomplètes qu'elles soient, nous permettent d'affirmer que la période de reconstitution, chez cette espèce, est fort lente et dure très longtemps. Je considère, comme très probable, que l'ancien nucleus finit par se résorber et disparaître.

J'ai représenté sur la figure 35 un cas anormal intéressant. C'est un ex-conjugué déjà ancien, puisque l'appareil buccal est bien reconstitué. On voit dans le corps sept nouveaux noyaux en voie de développement, un micronucleus et l'ancien nucleus. Il y aura eu probablement, chez cet ex-conjugué, redoublement du stade de division G, comme chez le *Paramecium caudatum*.

Stein [1] paraît avoir observé des ex-conjugués, chez lesquels il dit avoir aperçu quatre sphères claires, très probablement les trois nouveaux noyaux et l'ancien macronucleus.

Enchelys farcimen. — Je n'ai fait qu'une seule observation sur cette espèce. Je la transcris, telle que je la trouve consignée dans mes notes. Ayant rencontré dans un de mes petits aquariums un

[1] *Der Organismus*, etc., t. II, 1867, p. 81.

assez grand nombre d'individus de cette espèce, j'en isolai environ une centaine sur une préparation, que je plaçai en chambre humide. Elles eurent bientôt épuisé le peu de nourriture contenue dans leur goutte d'eau, et alors se mirent à se fissiparer rapidement. Le lendemain, leur nombre avait plus que quadruplé : mais leur taille, qui, la veille, mesurait de 90 à 100 μ, était tombée à 40 ou 50 μ. Les bipartitions cessèrent alors, et ces petits rejetons entrèrent en conjugaison. Le soir, ils étaient tous accouplés deux à deux. Comme la nourriture vint aussi à manquer dans le petit aquarium, les mêmes phénomènes s'y passèrent également.

Les gamètes s'unirent bouche à bouche, mais en repliant leurs corps de côté et parallèlement (fig. 26). Les syzygies durèrent à peine une journée, car, dès le lendemain soir, elles étaient toutes disjointes et les Enchelys circulaient isolées, avec un gros corpuscule central transparent. La température, pendant cette observation, était de 25 degrés centigrades.

Didinium nasutum. — J'ai recueilli quelques observations sur cette espèce, au cours d'un voyage en Normandie. N'ayant qu'un outillage microscopique incomplet à ma disposition, je n'ai pu tirer tout le parti utile des syzygies que j'ai vues.

Ayant isolé sur une préparation un individu, je le vis, dans un espace d'environ dix heures de temps, lui et ses descendants, se fissiparer à quatre reprises successives et par conséquent donner naissance à seize petits rejetons. Le progéniteur primitif mesurait 160 μ en longueur et 120 μ en largeur ; les petits rejetons, 88 μ en longueur et 80 en largeur. Ces petits individus se recherchèrent immédiatement pour se conjuguer, et, une heure plus tard, ils étaient tous unis deux à deux.

Ainsi accouplés (fig. 27), les deux conjoints se tiennent en opposition, accolés l'un à l'autre uniquement par leur extrémité buccale. Ils ne sont jamais placés dans le prolongement exact de leurs axes longitudinaux, mais toujours, au contraire, un peu inclinés sur un des côtés. Cette inclinaison provient de ce que la bouche n'est pas

rigoureusement située à l'extrémité polaire du rostre; mais un peu déviée de côté, comme cela a lieu également chez les Enchelys.

Les couples, ainsi unis, ont perdu leur pouvoir de locomotion et les battements de leurs couronnes ciliaires ne réussissent plus qu'à produire un mouvement de giration, autour d'un axe vertical à l'axe longitudinal des deux gamètes. Ils ressemblent ainsi complètement à un moulin à deux ailes. Cette giration est à peu près continue et ne cesse qu'à intervalles assez rares, pendant lesquels on voit les couples demeurer immobiles.

Ces accouplements s'étaient effectués entre onze heures du matin et midi ; le lendemain matin, à sept heures, je les trouvai tous disjoints. La période de syzygie n'avait donc pas duré plus de dix-huit à dix-neuf heures, la température étant de 16 à 17 degrés centigrades.

Les ex-conjugués, laissés sur la préparation, y vécurent d'abord en menant une vie assez active ; mais, après deux ou trois jours, ils périrent tous les uns après les autres. J'attribue leur mort à leur union entre très proches parents, qui avait dû empêcher une fécondation normale et la réorganisation complète de leur appareil nucléaire.

Je tuai et préparai avec le chlorure d'or à 1 pour 100 quelques ex-conjugués, provenant d'autres couples, qui s'étaient formés dans un petit aquarium. J'ai reproduit, figure 28, un de ces ex-conjugués. L'ancien nucleus a complètement disparu. Il est remplacé par deux noyaux de nouvelle origine, en voie de développement, accompagnés de deux micronucleus. Cette observation unique suffit pour nous démontrer que la fécondation du Didinium doit suivre une marche semblable à celle du *Colpidium colpoda*.

Balbiani et Stein ont vu des couples de Didinium, mais sans nous faire connaître aucune observation intéressante.

XI. LOXOPHYLLUM FASCIOLA ET L. OBTUSUM.

Pl. XVI, fig. 29-44.

Dans mon travail sur la *Multiplication des Infusoires ciliés* [1], j'ai précisé la distinction spécifique de ces deux formes. Leur mode d'accouplement constitue, comme nous allons le voir, encore un excellent caractère différentiel. Comme mes observations sur le *Loxophyllum fasciola* sont de beaucoup plus complètes que celle sur son congénère, c'est par lui que nous commencerons.

Je me suis procuré de nombreux accouplements du *L. fasciola* par la méthode des mélanges. Le 1er juin 1887, j'avais isolé un individu, afin d'étudier la puissance de multiplication de cette espèce. Quelques jours plus tard, ayant rencontré un nouvel individu, provenant d'une source complètement différente, je l'isolai également et le fis multiplier, en lui donnant des *Cryptochilum nigricans* pour nourriture. C'est en mélangeant les descendants de ces deux progéniteurs d'origines distinctes, que je me suis procuré tous les couples, qui m'ont servi à en étudier la conjugaison. Sur chacun des mélanges, que j'ai ainsi faits au nombre de sept à huit, il s'est toujours produit de nombreux accouplements, tandis que, sur les préparations non mélangées, je n'en ai vu aucun, bien que ces préparations se trouvassent finalement dans des conditions biologiques absolument identiques à celles portant les mélanges, et que les Loxophylles y fussent tout aussi nombreux.

Les préparations, destinées à l'étude microscopique, ont été tuées et fixées avec le sublimé à 1 pour 100, puis simplement éclaircies par la glycérine, arrivant lentement. Les colorations au carmin et au vert de méthyle sont inutiles et rendent les images moins nettes. Pour bien réussir ces préparations, il faut caler le couvre-objet avec de simples fils de vers à soie. Lorsqu'on emploie des cales plus épaisses, les Loxophylles sont entraînés par les courants.

[1] *Archives de zoologie expérimentale*, t. VI, 1888, p. 249.

Je n'ai pas d'observations précises sur la durée de la syzygie, mais je puis cependant affirmer qu'elle s'effectue dans des délais à peu près semblables, sinon identiques, à ceux de la *Leucophrys patula.*

Les gamètes s'unissent, en se soudant longitudinalement par le côté, sur les deux tiers de leur longueur, leurs extrémités postérieures seules demeurant libres. J'ai vu nombre de fois des conjugaisons triples (fig. 32). Dans ces cas, deux seulement des gamètes sont unies comme je viens de le dire, la troisième n'étant soudée que par son extrémité antérieure, à la partie correspondante du corps d'une des deux gamètes intimement unies. Les premiers stades de l'évolution fécondatrice suivent une marche identique chez ces trois gamètes. J'ai, en effet, étudié une de ces triples syzygies, tuée vers la fin du stade D, et trouvé chez les trois conjoints le nucleus et le micronucleus à un état d'évolution régulier et parfaitement semblable. J'ignore ce qui en advient plus tard, et si, comme cela me semble probable, deux seulement des gamètes sont fécondées, la troisième demeurant stérilisée et finissant par périr sans se réorganiser.

Ce Loxophylle se conjugue avec une forte réduction de taille. Elle oscillait, en effet, chez les gamètes observées par moi, entre 50 et 80 μ, tandis que les individus à l'état végétatif ordinaire peuvent atteindre jusqu'à 180 μ, et que les longueurs les plus ordinaires varient entre 110 et 150 μ. Je crois, sans cependant en avoir la preuve certaine, que cette réduction de taille est, comme chez les espèces précédentes, le résultat d'une série de bipartitions rapides et successives.

Le micronucleus, à l'état de repos (fig. 29), a la forme d'une petite sphère, mesurant environ 2 μ en diamètre. Il se compose d'une masse centrale, se colorant assez vivement par les teintures microchimiques et d'une fine membrane périphérique. Le plus souvent il est unique, mais j'ai cependant rencontré quelques gamètes qui en avaient deux et même trois. Lorsqu'ils sont ainsi

en nombre multiple, ils prennent tous part aux stades A, B, C. J'ai, en effet, observé un couple tué au stade D, dont un des conjoints avait sept corpuscules granuleux destinés à se résorber et un huitième à l'état de division ; le second conjoint ne montrait que trois corpuscules granuleux et un en voie de division.

L'accroissement du micronucleus, pendant le stade A, se fait, comme chez le *Prorodon teres*, par une extension régulière, ou gonflement uniforme de toute sa périphérie. Il conserve donc sa forme sphérique. Tout d'abord (fig. 30), le plasma central occupe toute la cavité délimitée par la membrane, sous la forme d'une fine trame d'un aspect granuleux. Plus tard (fig. 31 et 32), quand l'accroissement atteint son maximum de développement, il apparaît comme un amas central, autour duquel rayonnent dans tous les sens de fines traînées, allant aboutir à la paroi interne de la membrane. Un suc parfaitement hyalin occupe les vides existants entre ces traînées rayonnantes. A son maximum d'accroissement, le micronucleus mesure de 6 à 7 μ en diamètre, ce qui représente un volume environ trente fois plus fort qu'au début.

Pendant les stades B et C (fig. 33 et 34), le micronucleus, se divisant deux fois, donne naissance à quatre corpuscules. Nous trouvons ici, pour la première fois, dans ces mitoses, une forme d'appareil connectif, dont nous rencontrerons plus tard, spécialement chez les Oxytrichides, de nombreux exemples. Le tube connectif (fig. 33), au lieu de se renfler dans sa région médiane, s'y étrangle au contraire. Tout d'abord les deux nouveaux petits noyaux sont munis chacun d'un débris du tube connectif, en forme de cône pointu ; mais cet appendice conique ne tarde pas à disparaître par résorption et laisse les noyaux libres et isolés.

Je n'ai observé qu'un couple au début du stade D, à une phase permettant de déterminer la position primitive et par suite l'origine du corpuscule destiné à continuer l'évolution fécondatrice. Chez les deux conjoints de ce couple, ce corpuscule était situé dans la région postérieure du corps et représentait évidemment un

des deux corpuscules refoulés en arrière par le développement des tubes connectifs. Ceux-ci, en effet, sont toujours dirigés plus ou moins exactement parallèlement à l'axe longitudinal du corps des gamètes. Je ne saurais dire si toujours, et dans tous les cas, c'est un de ces deux corpuscules postérieurs qui continue à évoluer pendant le stade D.

Les trois corpuscules de rebut ont la forme de petites sphères, à aspect granuleux (fig. 35-39). Leur résorption se fait assez lentement, et on les retrouve encore assez peu modifiés jusque pendant le stade F.

Le tube connectif qui, à la cinquième phase du stade D, écarte l'un de l'autre les deux pronucleus de chaque conjoint, atteint une assez grande longueur, avec la structure renflée au centre et étranglée aux deux extrémités (fig. 35). Le pronucleus femelle se trouve ainsi refoulé loin en arrière et le pronucleus mâle en avant, au niveau de la région buccale. En ce qui concerne le pronucleus mâle, le rôle directeur du tube connectif semble clair, puisque l'échange des pronucleus se fait dans la région buccale. Mais ce rôle n'est plus aussi net avec le pronucleus femelle, car, loin de le rapprocher de cette région et de favoriser ainsi sa rencontre avec le pronucleus mâle, cédé par le conjoint opposé, il l'en éloigne de toute sa longueur et semble ainsi plutôt contrarier qu'aider la rencontre et la copulation des pronucleus mâle et femelle. Mais, d'un autre côté, si, pour une cause inconnue, le corpuscule d'évolution du stade D est toujours un des deux corpuscules postérieurs, comme nous l'avons vu chez le couple cité plus haut, le tube connectif, en s'allongeant d'arrière en avant et refoulant le pronucleus mâle à la hauteur de la bouche, assure son échange, et par conséquent joue encore un rôle directeur nécessaire et très important.

Les quatre pronucleus, en se détachant de leurs tubes connectifs (fig. 36), prennent la structure de petits corpuscules, composés d'une masse centrale compacte, vivement colorée par les teintures microchimiques et enveloppée d'une mince zone claire, renfermée

elle-même dans une membrane nettement apparente. Leur diamètre est d'environ 2 μ, c'est-à-dire celui du micronucleus au repos, avant la conjugaison. Les pronucleus sont tous parfaitement identiques entre eux.

Les deux pronucleus mâles viennent s'affronter l'un près de l'autre dans la région buccale, en s'aplatissant et refoulant la paroi du corps. Je ne crois pas que l'échange se fasse par l'ouverture buccale même, mais en un point peu éloigné et par une déchirure faite dans la membrane tégumentaire, sous la poussée des pronucleus. Ceux-ci ne se transposent pas toujours simultanément. Sur la figure 37 nous voyons, en effet, un couple dont le conjoint de droite a déjà reçu, depuis un bon moment, le pronucleus mâle de gauche, tandis que le sien propre est en retard et toujours en place. Peut-être que, dans cette syzygie, si elle eût vécu, la gamète de gauche serait restée inféconde.

Dès que les pronucleus mâles ont pénétré dans le corps de leur nouvel hôte, ils y changent de structure, et leur masse plasmique interne se différencie en bâtonnets. Le même changement s'opère simultanément chez les pronucleus femelles (fig. 37). C'est en cet état fibreux, que pronucleus mâles et pronucleus femelles se rencontrent et effectuent leur copulation (fig. 38). Pour arriver à se rejoindre, ils ont cheminé les uns au-devant des autres, les premiers marchant en arrière et les seconds remontant en avant. Leur rencontre se fait donc assez exactement dans la région médiane du corps. Leurs membranes se résorbent à leurs points de contact, et leurs contenus fibreux se rapprochent et s'entremêlent sous une membrane commune. La fécondation est achevée et le nouveau nucleus mixte est constitué. Cet état fibreux représente d'ailleurs le commencement d'une nouvelle division, et on peut dire que les pronucleus copulent, tout en traversant la première phase du stade F. Nous avons déjà constaté des faits analogues chez le *Paramecium caudatum*.

J'ai observé le stade F (fig. 39), avec le nouveau nucleus mixte à

la troisième phase de sa première division; mais je n'ai pas vu de couples pendant la division suivante, correspondante au stade G. Elle existe cependant sûrement, comme le prouve l'ex-conjugué dessiné figure 41, chez lequel nous voyons deux noyaux et deux micronucleus.

Du stade H, je n'ai vu que des phases déjà avancées (fig. 40 et 41). Sur la première de ces figures, qui nous représente un couple en voie de se disjoindre, nous apercevons deux noyaux se développant et déjà relativement assez gros. Je n'ai pu distinguer les micronucleus au milieu du fouillis de fragments nucléaires. La disjonction s'effectue donc assez tard. Sur la seconde figure, nous avons un ex-conjugué complètement libre, avec ses deux noyaux encore plus développés et à côté deux micronucleus.

Je n'ai pas d'observation sur le retour à l'état normal végétatif, mais il est fort possible qu'il se fasse directement par atrophie d'un des micronucleus, ou bien tous deux persistants, puisqu'il n'est pas rare de trouver cet infusoire avec deux et trois micronucleus. Le nucleus est toujours composé au moins de deux corps distincts, état semblable à celui des phases de développement du stade II.

L'ancien nucleus, qui le plus souvent est composé de deux corps, mais peut cependant être déjà quelquefois divisé en trois et même quatre corps distincts, commence à se fragmenter dès le stade D (fig. 35). Cette fragmentation est précédée d'une désorganisation de sa substance, qui devient absolument homogène, et elle dégénère rapidement en véritable émiettement (fig. 36-41), pulvérisant le nucleus en particules mesurant à peine 1 μ. Ces particules se résorbent et disparaissent peu à peu, sans laisser de trace. J'ai observé des ex-conjugués venant à peine de se disjoindre, chez lesquels elles étaient déjà presque toutes résorbées.

En terminant, j'appellerai encore l'attention sur l'ex-conjugué dessiné figure 42. Il contenait quatre nouveaux noyaux et un micronucleus.

Ehrenberg [1] a vu et figuré des couples. Engelmann [2] en a également vu, mais sans rien observer des phénomènes internes. G. Entz [3] a tenté d'étudier plus exactement la conjugaison de cette espèce, mais sans y réussir beaucoup mieux. Tout ce qu'il nous dit des micronucleus et de leur fusion est inexact. Il a été plus heureux en affirmant la désorganisation et la disparition de l'ancien nucleus.

Loxophyllum obtusum. — Je n'ai eu que peu de couples de cette espèce et les ai étudiés, en les préparant par la même méthode que ceux du *L. fasciola.* Les gamètes mesurent entre 45 et 60 μ. Elles s'unissent (fig. 44), en se soudant l'une à l'autre longitudinalement par un de leurs côtés, mais avec leurs extrémités en opposition, l'extrémité antérieure de l'une correspondant à l'extrémité postérieure de l'autre. Elles sont ainsi soudées, environ sur les deux tiers de leur longueur. Dès que la syzygie est bien établie, les corps des gamètes, d'oblongs qu'ils étaient auparavant, se raccourcissent en s'arrondissant. Cette attitude dans l'accouplement est encore, comme je l'ai dit plus haut, un très bon caractère pour distinguer cette espèce de la précédente.

Les triples conjugaisons ne sont pas rares (fig. 43). Dans ces cas, deux seulement des gamètes sont soudées entre elles sur une large étendue, la troisième n'étant unie à une d'entre elles que par un point limité et qui, je crois, peut varier de situation. Ainsi j'ai vu un cas, dans lequel la troisième gamète était soudée par son extrémité antérieure à l'extrémité postérieure d'une des deux autres. Dans le cas que j'ai dessiné, la soudure paraît s'être faite par les deux extrémités antérieures.

La figure 43 représente une triple conjugaison vers la fin du stade A, avec les micronucleus fortement accrus et gonflés ; la fi-

[1] *Die Infusionsthierchen*, etc., 1838, pl. XXXVIII, fig. III, 12-14.

[2] *Zeit. für wiss. Zoologie*, t. XI, 1861, p. 350.

[3] *Ueber einige Infusorien des Salzteiches zu Szamosfalva,* 1878, p. 7-14, pl. VIII, fig. 3-6.

gure 44, un couple en B^2 avec les micronucleus devenus fibreux et se préparant à la division.

Avant de passer à la description des espèces du groupe des Hétérotriches, je vais résumer quelques recherches de mes prédécesseurs sur des Holotriches, que je n'ai pas eu occasion d'observer par moi-même. Je ne m'occuperai que de ceux, au sujet desquels il a été fait quelque observation sur les éléments micronucléaires.

Amphileptus anas. — Balbiani [1] figure une syzygie de cette espèce au stade B^3.

Paramecium putrinum. — Cette espèce a été étudiée à deux reprises différentes par Bütschli [2]. L'évolution fécondatrice paraît y suivre, jusque dans ses derniers détails, une marche complètement identique à celle du *Paramecium caudatum.* Voici comment je rattache les figures de Bütschli au schéma de l'espèce précédente. Il a observé le début du stade d'accroissement A (fig. 1, 1876); le stade B^1 (fig. 2, 1876); le stade $\frac{G^2}{1}$ avec l'ancien nucleus dépelotonné (fig. 1, 1873); le stade H^1 (fig. 5, 1873 et fig. 11, 1876), moment où paraît s'effectuer la disjonction. Les figures 13 à 20 (1876) représentent les phases d'accroissement des nouveaux corps nucléaires. Ceux-ci sont au nombre de quatre, puisque, dans les deux rejetons représentés figure 12 *a* et 12 *b* (1876), après la première bipartition, il en existe encore deux dans chacun d'eux. L'ancien nucleus se déroule et se fragmente comme chez son congénère, et les figures 21-25 (1876) me paraissent démontrer que les fragments, dans certains cas, peuvent persister et s'incorporer au nouveau noyau de rajeunissement. Les figures 2, 3 et 4 de 1873 sont assez difficiles à expliquer et répondent peut-être, ou bien à des préparations mal réussies, ou à

[1] *Phénomènes sexuels*, 1861, pl. IX, fig. 15.

[2] *Archiv für mikr. Anatomie*, t. IX, 1873, pl. XXV; *Studien*, etc., 1876, p. 87, pl. VIII.

des anomalies. La gamète de droite, sur la figure 2, pourrait par exemple représenter un avortement par dégénérescence sénile.

Dans un travail tout récent [1], Plate nous a donné sur une Paramécie, qu'il croit être le *P. putrinum*, des observations fort inexactes. Pour moi, sa figure 62, représentant un ex-conjugué mesurant plus de 200 μ, appartient au *Paramecium caudatum*. Jamais le *P. putrinum* n'atteint cette taille. Toutes les autres figures, dessinées sans mensuration et sans grossissement déterminé, doivent également appartenir à la première espèce. Les observations de Plate sur l'évolution nucléaire de la conjugaison ne valent pas mieux que sa détermination d'espèce. Il n'a rien vu de l'échange et de la copulation des pronucleus. D'après lui, le nouveau micronucleus dérive des fragments de l'ancien macronucleus. L'évolution micronucléaire doit être variable suivant les individus. La nucléine des fragments de l'ancien noyau se dissout dans le cytoplasme, pour aller ensuite se recondenser dans les nouveaux noyaux, etc., etc. Inutile de discuter toutes ces erreurs.

Cyrtostomum leucas. — Étudié également par Bütschli [2], qui a vu C^2, avec six corpuscules micronucléaires (fig. 9); puis à l'état disjoint H^1 (fig. 10 et 11), avec quatre petits corpuscules semblables.

Anoplophrya circulans. — La conjugaison de cette curieuse Opalinide a été observée par Schneider [3]. Malheureusement le texte et les figures sont très peu clairs et il est assez difficile de rattacher les faits décrits à ce que nous connaissons. Les figures fort nombreuses (il n'y en a pas moins de 63) sont jetées sur les planches sans ordre déterminé, et l'auteur lui-même ne semble guère savoir quelle devrait être leur véritable suite naturelle. L'intercommunication et le partage des macronucleus entre les deux gamètes me paraît fort improbable. Si cette observation venait à se confirmer, nous aurions là des phénomènes d'une nature bien différente de ceux qui

[1] *Zoologische Jahrbücher*, t. III, 1888, p. 180, pl. V.
[2] *Studien*, etc., p. 99, pl. XIII, fig. 9-11.
[3] *Tablettes zoologiques*, t. Ier, 1886, p. 78, pl. XV-XVII.

nous sont connus. Il est regrettable que Schneider n'ait pas décrit ou figuré plus exactement une des divisions de l'organe qu'il appelle nucléole, afin de nous garantir sa nature de vrai micronucleus, se multipliant par karyomitose.

XII. SPIROSTOMUM TERES, CLIMACOSTOMUM VIRENS.

Pl. XVII.

Je me suis procuré d'assez nombreux couples du *Spirostomum teres*, à l'aide d'une seule préparation, tenue en chambre humide. Cette préparation contenait des débris de toutes sortes et un grand nombre de Spirostomes. Je leur donnai une abondante nourriture de farine cuite. Deux ou trois jours plus tard, tous se fissiparèrent ; puis la nourriture venant à manquer, un certain nombre d'entre eux se conjuguèrent. J'enlevai et préparai ces couples, puis redonnai de la nourriture aux individus libres, restés sur la préparation. Les mêmes phénomènes d'accroissement et de multiplication végétatifs suivis d'accouplements se renouvelèrent. Je répétai jusqu'à trois fois ces manœuvres et pus ainsi tirer de cette unique préparation près de 200 couples, sur lesquels furent faites les observations contenues dans ce travail.

Les préparations, pour l'étude microscopique, ont été fixées avec le sublimé à 1 pour 100 et éclaircies lentement par la glycérine. On peut, dans certains cas particuliers, après avoir fait l'étude de ces préparations, les colorer par le vert de méthyle acidulé, qui donne quelquefois des images utiles ; mais la première méthode est plus rapide et le plus souvent ne laisse absolument rien à désirer.

Il m'a semblé, sans cependant avoir recueilli d'observations parfaitement certaines, que les accouplements s'effectuaient surtout dans les premières heures du jour. Leur durée est fort longue, la plus longue que j'aie observée chez aucune espèce. Le 31 décembre, j'isole un couple, qui vient de se conjuguer. La disjonction s'effectua le 7 janvier à midi, c'est-à-dire 173 heures (7 jours 1/4) après le

début, la température étant de 13 degrés centigrades. Un autre couple isolé le 2 janvier, avec une température semblable, se désunit le 7 à une heure du matin, c'est-à-dire après 160 heures (6 jours 1/2). Enfin un troisième couple isolé le 11 janvier, par une température de 14 degrés centigrades, se sépara le 16 à deux heures du matin, après une durée de 138 heures, ou 5 jours 3/4. Avec des températures semblables, des Paramécies ou des Stylonichies seraient restées unies de trente-deux à trente-six heures seulement. Cette lenteur de l'évolution fécondatrice, chez le Spirostome, concorde, d'ailleurs, avec la lenteur de son développement végétatif. J'ai, en effet, démontré ailleurs [1] que l'accroissement de cet Infusoire était un des plus lents connus. Il existe évidemment un rapport entre ces deux ordres de phénomènes, et leurs rapidités de marche doivent être corrélatives l'une de l'autre.

Quand on étudie la conjugaison de ce Spirostome, il faut bien prendre garde à cette lenteur d'évolution, si l'on veut rencontrer tous les stades du phénomène. Au début, avant de connaître ce fait, comme je tuais mes couples un et deux jours seulement après le commencement de la syzygie, je les trouvais toujours au stade A. Ce ne fut qu'après avoir laissé vivre jusqu'à la disjonction un couple isolé que j'appris à saisir les moments favorables à l'étude de tous les stades.

Lorsqu'on veut iso'er des couples, il faut, avant de leur faire subir cette manipulation, bien prendre garde que leur union soit complète. Il m'est, en effet, arrivé plusieurs fois d'isoler des couples unis seulement par le premier quart antérieur de la suture conjugale, et de voir ensuite toutes ces syzygies se désunir. Le trouble causé par les manipulations de l'isolement arrête les phénomènes conjugaux et les deux gamètes, au lieu de continuer à se souder, tendent à se séparer. Cette séparation prend plusieurs heures pour s'effectuer. La bande de coalescence décroît peu à peu jusqu'à ce

[1] *Archives de zoologie*, etc., t. VI, 1888, p. 230.

que les Spirostomes finissent par ne plus tenir l'un à l'autre que par un fil. Pendant tout ce temps, ils font, à d'assez nombreuses reprises, de grands efforts de traction, tirant chacun de leur côté, comme pour déchirer le lien qui les attache. Ces faits, à mon avis, démontrent que la conjugaison n'est pas un phénomène épidémique et en quelque sorte fatal, comme on l'a affirmé. Elle dépend beaucoup plus de la volonté des individus qui s'unissent. Un simple dérangement physico-mécanique suffit pour modifier cette volonté et lui faire prendre une direction opposée. Ce qui démontre encore bien cette liberté, c'est que, chez les Spirostomes disposés sur une préparation contenant de nombreux individus, on n'en voit toujours qu'une minorité se rechercher et s'unir, les autres ne manifestant pas la moindre tendance à s'accoupler. Tous sont cependant de même origine, de même âge et de même développement. Chez l'*Euplotes patella* et le *Paramecium caudatum*, placés dans les mêmes conditions, on observe des phénomènes identiques.

Les gamètes s'unissent en s'accolant péristome contre péristome, et par conséquent se présentent à l'observateur chacun par une face opposée. La coalescence embrasse un peu plus du tiers antérieur des corps et descend un peu en arrière de la bouche, le reste du corps demeurant toujours libre. Dans cette attitude, les deux conjoints nagent parallèlement l'un à l'autre. Quand ils ne sont pas inquiétés ou dérangés par d'autres Infusoires, ils restent immobiles la plupart du temps.

Cet Infusoire s'accouple toujours avec une taille assez fortement réduite. A l'état végétatif, les individus isolés peuvent atteindre jusqu'à 500 μ, tandis que les gamètes observées par moi ont varié entre 270 et 360 μ. Je n'ai point fait d'observation précise pour déterminer par qu'elle voie s'effectuait cette réduction de taille. J'ai cependant quelques raisons de croire qu'elle est simplement le résultat d'une dernière division fissipare, précédant presque immédiatement l'accouplement et, par conséquent, non suivie d'accroissement végétatif. Les Spirostomes ne prennent plus, en effet, aucune nour-

riture dès qu'ils sont unis, ou, pour parler plus exactement, ils s'unissent, lorsque la nourriture est épuisée dans leur milieu ambiant.

Les syzygies triples et même quadruples ne sont pas rares. Dans les premières, une des gamètes est soudée avec les deux autres, lesquelles demeurent entre elles complètement indépendantes. Dans les secondes (fig. 1), deux gamètes sont soudées avec deux, et les deux autres avec une seulement. Les coalescences, comme on le voit sur la figure donnée ici, restent toujours beaucoup moins étendues que dans les syzygies doubles ordinaires. Je n'ai point fait d'observations pour déterminer quel était le sort final des ex-conjugués issus de ces accouplements triples et quadruples, j'ai seulement pu constater que les premiers stades de l'évolution fécondatrice y suivaient leur cours régulier.

Le micronucleus, à l'état de repos, a la forme d'un petit corpuscule ovoïde, mesurant 2 à 3 μ dans son plus grand diamètre et d'apparence parfaitement homogène. Il peut être unique, double, triple et même quadruple. Sa substance se colore assez vivement par les teintures microchimiques et, par conséquent, contient une assez forte proportion de chromatine.

Dès que l'activité fécondatrice entre en action, les petits micronucleus, accolés jusqu'ici sur le pourtour du macronucleus, s'en détachent et s'en isolent. En même temps, ils s'accroissent en se gonflant régulièrement sur toute leur périphérie et, arrivés à leur accroissement maximum, ils représentent des sphères mesurant de 7 à 9 μ, c'est-à-dire que leur volume s'est augmenté de trente à quarante fois ce qu'il était à l'origine. Sous cette forme, les micronucleus se composent d'une membrane périphérique nettement distincte (fig. 1) et d'une masse centrale d'aspect granuleux, avec une zone claire occupée par un suc hyalin entre ces deux parties. C'est, comme nous le voyons, la même structure déjà rencontrée à la même phase, chez plusieurs des espèces précédemment décrites.

Puis un peu plus tard, ces sphères deviennent légèrement ovales

(fig. 2 *a*). De longues fibres de hyaloplasme s'étendent d'un pôle à l'autre, et la région équatoriale est occupée par une bande transversale de granulations de chromatine. Nous sommes arrivés ici à la première phase du stade de division B.

Pendant cette division, ainsi que pendant celles qui suivent, l'appareil connectif affecte une disposition assez différente de celle que nous lui connaissons chez les Paramécies. Après la séparation en deux groupes des éléments chromatiniens de la plaque équatoriale et le mouvement de recul aux pôles de chacun de ces groupes (fig. 11 *a*), les fibres de hyaloplasme, qui ont servi à diriger cette évolution, se rapprochent en un paquet axillaire, s'étendant entre les deux nouveaux noyaux (fig. 2 *b*). La membrane périphérique persiste toujours, détachée et gonflée, enveloppant le tout. Les filaments connectifs, pendant ce rapprochement, paraissent subir une sorte de torsion; car on les voit presque toujours décrivant dans leur parcours une spire très allongée. Un peu plus tard, le paquet de filaments s'est encore allongé (fig. 9 *a*) et commence à s'étrangler dans sa partie médiane. La membrane périphérique a suivi aussi ce mouvement d'étranglement, et elle n'existe plus à l'état d'enveloppe libre que sur les deux extrémités de la figure. En dernier lieu, enfin, les filaments connectifs, devenus encore plus longs (fig. 14), s'étranglent complètement dans leur milieu. La membrane périphérique a complètement disparu. Chacun des nouveaux noyaux porte, attaché sur un des côtés, un appendice conique, représentant la moitié de l'appareil connectif étranglé et divisé en deux. Ces appendices se résorbent rapidement et disparaissent sans laisser de trace. Pendant toute cette période d'étranglement et de résorption des filaments connectifs, la chromatine des deux noyaux filles est tellement tassée sur elle-même et condensée, qu'elle apparaît comme une petite masse compacte d'une homogénéité absolue.

Les stades B et C sont représentés par mes figures 2 et 3. Sur cette dernière, nous voyons deux fuseaux micronucléaires à la troisième phase de leur division et un corpuscule en voie de résorption.

Chez le Spirostome, la production et l'élimination des corpuscules de rebut suit une marche un peu différente de celle décrite chez les espèces précédentes. Leur élimination se produit, en effet, à deux reprises successives, une fois après chacun des deux stades de division B et C ; mais la moitié seulement des corpuscules résultant de la première division B disparaît par résorption ; tandis que, après la division C, ils se résorbent tous, à l'exception d'un seul, suivant la marche déjà connue. Nous retrouverons encore, chez les Oxytrichides, cette résorption anticipée de corpuscules à la fin du stade B. Les corpuscules de rebut du Spirostome étant fort petits et en outre disparaissant assez rapidement, sont d'une constatation assez difficile. J'ai cependant observé une demi-douzaine de couples, sur lesquels j'ai réussi à les voir avec certitude.

L'appareil connectif du stade D est peu développé. Celui que j'ai représenté figure 4, était arrivé à son maximum d'élongation, et les pronucleus commençaient déjà à s'en détacher. Il m'a semblé qu'ils s'en isolaient, sans que le cordon connectif subisse un étranglement médian préalable. Les pronucleus, à ce moment, ont la forme de petits corpuscules ovoïdes d'environ 3 μ en longueur, avec leur substance d'apparence absolument compacte, et se colorant vivement par les teintures.

Plus tard, lorsque les deux pronucleus mâles sont venus s'affronter sur le lieu d'échange (fig. 5), on peut, avec de forts grossissements, y distinguer (fig. 5 *a*) une membrane d'enveloppe et une masse centrale à trame serrée, isolée de l'enveloppe par une zone claire étroite. Ils se sont déjà un peu accrus et mesurent 4 μ. Les pronucleus mâles, sous l'influence de la pression du mouvement d'échange, ont pris une forme oblongue, tandis que les pronucleus femelles demeurent sphériques. Cette phase de l'échange doit avoir une assez longue durée, car, sur mes préparations, j'ai trouvé d'assez nombreux couples en l'état figuré ici. Le plus souvent, les pronucleus mâles sont superposés l'un à l'autre, mais il peut arriver aussi que l'un soit placé un peu en avant de l'autre. Le point où se fait l'é-

change est toujours situé à peu près au milieu de la ligne de coalescence des gamètes et, par conséquent, assez loin en avant de leurs bouches.

Dès que l'échange est effectué, les pronucleus mâles reprennent la forme sphérique et cheminent vers les pronucleus femelles. Lorsqu'ils se rencontrent (fig. 6), les uns et les autres se sont encore accrus et mesurent 6 μ. Ils sont tous parfaitement identiques entre eux et se composent d'une membrane largement soulevée et détachée d'une masse centrale à trame serrée, de laquelle partent des traînées rayonnantes vers la paroi interne de la membrane (fig. 6 *a*).

Le pronucleus mâle et le pronucleus femelle, en se rencontrant, s'accolent d'abord l'un à l'autre, puis, leurs membranes disparaissant par les surfaces de contact, leurs cavités et leurs contenus entrent en communication (fig. 7 et 7 *a*). La fusion se fait d'abord par les zones hyalines périphériques, les masses centrales demeurant encore distinctes. Puis, celles-ci s'unissent à leur tour et se fondent en une masse commune. Le nouveau nucleus mixte de copulation prend alors une forme sphérique, avec un diamètre de 8 à 9 μ. La fécondation est complètement achevée.

Le nouveau nucleus, poursuivant son évolution, se prépare à la division du stade F, en modifiant sa texture intime. La masse plasmique centrale, si compacte, se dilate pour ainsi dire et remplit toute la cavité délimitée par la membrane. Avec les forts grossissements, elle apparaît sous l'aspect de minces filaments sinueux contournés et pelotonnés sur eux-mêmes. A cette disposition, nous reconnaissons immédiatement la première phase (spirem) de la future karyomitose (fig. 8 et 8 *a*).

Tous les phénomènes d'évolution micronucléaire, décrits jusqu'ici, se sont effectués dans la région du corps antérieure à la bouche. Mais, à ce moment, le nouveau nucleus émigre vers l'extrémité postérieure, où il rejoint l'ancien noyau, qui s'y était rendu dès le stade D (fig. 4). C'est dorénavant dans cette région postérieure que le nouveau nucleus va continuer son évolution. La première de ses

divisions s'achève même tout à l'extrémité, près de la vacuole contractile (fig. 9). Ses produits remontent ensuite un peu en avant (fig. 10-14), mais en restant cependant toujours quelque peu en arrière de la bouche.

Pendant le second stade de division G, un des deux corpuscules nucléaires devance toujours l'autre dans sa karyomitose (fig. 10, 11). J'ai essayé, mais sans y réussir, de déterminer lequel des deux noyaux filles, issus de la division F, prenait ainsi l'avance sur son congénère. Mais, par analogie avec les espèces étudiées antérieurement, et surtout par analogie avec ce que nous verrons plus tard chez les Oxytrichides, je pense que ce corpuscule est toujours celui des deux qui, à la fin de la division F, se trouve situé le plus en avant. C'est que, en effet, j'ai pu m'assurer sur plusieurs préparations que les produits du corpuscule nucléaire, en avance de karyomitose pendant le stade G, s'accroissaient et se transformaient en corps nucléaires, tandis que les produits du corpuscule retardataire s'arrêtaient dans leur développement et se transformaient en micronucleus. Au début du stade H, chaque gamète (fig. 12) contient donc quatre petits corpuscules, dont deux, avec leur structure composée d'une membrane isolée par une zone claire d'une masse centrale, ont complètement l'aspect de noyaux rudimentaires en voie d'accroissement. Ils vont, en effet, augmenter de volume pendant toute la durée de ce stade. Les deux autres, au contraire, peuvent tantôt s'arrêter là, tantôt se diviser encore une fois (fig. 13 et 14), et donner ainsi naissance à quatre micronucleus (fig. 15).

La disjonction n'a pas toujours lieu au même moment de l'évolution. Ainsi, j'ai observé un ex-conjugué encore seulement à la troisième phase du stade F et celui, dessiné à la même phase du stade G (fig. 10), avait été tué deux heures après la désunion, tandis que, d'un autre côté, la figure 12 nous représente un couple en H^2 en voie de se séparer, et l'ex-conjugué, dessiné figure 13, était encore réuni à son conjoint par un mince filament protoplasmique, quand je l'ai sacrifié. Il résulte donc de ces quatre observations, que la dis-

jonction peut se produire depuis le milieu du stade F jusqu'au milieu du stade H. Les ex-conjugués, en se séparant, sont dépourvus de bouche et ont perdu la moitié postérieure de la bande adorale des membranelles péristomiques (fig. 10, 11, 13-16).

L'ancien nucleus n'éprouve aucun changement jusqu'à la fin du stade C; mais, pendant le stade D, il émigre à l'extrémité postérieure du corps. Il demeure dans cette nouvelle position, sans modification apparente, jusqu'à la seconde phase du stade H; mais à ce moment il perd sa structure élémentaire et sa substance se transforme en une masse amorphe, se colorant à peine par les teintures (fig. 13 et 14). Sa résorption marche alors rapidement et il ne tarde pas à disparaître, sans laisser de trace (fig. 15 et 16).

J'ai isolé plusieurs ex-conjugués, sans réussir à leur voir faire retour à l'état végétatif normal. Celui dessiné figure 16 a été sacrifié quatorze jours après la disjonction. La bouche et la portion manquante du péristome ne s'étaient pas encore reconstituées. D'autres, que j'ai laissé vivre, ont fini par périr d'eux-mêmes, sans avoir non plus réorganisé leur appareil buccal. Un a vécu ainsi, en dépérissant lentement, du 9 janvier au 8 février ; deux autres, du 16 janvier au 1er février ; trois autres enfin, du 19 janvier au 6 février. Je ne sais comment expliquer ces insuccès, à moins d'admettre que, chez tous ces individus, la fécondation avait manqué, et que leur appareil nucléaire ne s'était pas régénéré normalement.

Quoi qu'il en soit, nous pouvons aisément nous représenter la marche qui doit être suivie pour le retour à l'état normal. L'ex-conjugué réorganise sa bouche et son péristome, puis se remet à prendre de la nourriture. Arrivé à un certain accroissement, il se fissipare, les micronucleus se divisant et chacun des rejetons emportant un des deux nouveaux corps nucléaires.

Balbiani[1] est le seul auteur qui ait observé le *Spirostomum teres* à l'état de conjugaison. Il semble avoir vu les stades B^3 et H^4.

[1] *Recherches sur les phénomènes sexuels*, 1861, pl. IX, fig. 1-6.

Climacostomum virens. — Je n'ai eu qu'un petit nombre de couples de cette espèce. Je les ai obtenus à l'aide de préparations vivantes, tenues en chambre humide. Le sublimé à 1 pour 100, puis la coloration par le vert de méthyle acidulé, suivie d'éclaircissement par la glycérine, donnent d'excellentes préparations pour l'étude microscopique.

La durée de la syzygie, chez cette espèce, est également fort longue. Chez un couple, que j'ai sacrifié au moment où il était en voie de se séparer (fig. 20), elle avait persisté pendant soixante à soixante-cinq heures, la température étant de 20 degrés centigrades. Le développement végétatif est également fort lent, car des individus isolés, avec une abondante nourriture et la même température, ne se sont fissiparés qu'une fois par vingt-quatre heures.

Les gamètes s'unissent par leur région antérieure, péristome contre péristome, et se soudent l'une à l'autre, à peu près sur un tiers de leur longueur totale. Leur taille varie entre 110 et 140 μ, tandis que les individus libres, à l'état végétatif, mesurent ordinairement de 200 à 240 μ.

Le micronucleus, à l'état de repos, est représenté par de petits corpuscules sphériques d'un diamètre de 3 μ au plus, et en nombre variable, depuis trois jusqu'à sept. Ces corpuscules se composent d'une membrane périphérique nettement visible et d'une masse centrale, se colorant légèrement par les teintures microchimiques. Bien que placés au voisinage du macronucleus, ils peuvent cependant en être un peu distants.

Ces micronucleus, pendant le stade A (fig. 17), se gonflent régulièrement sur toute leur périphérie et atteignent ainsi un diamètre de 7 à 8 μ, c'est-à-dire que leur volume s'accroît de plus de vingt fois ce qu'il était à l'origine.

J'ai observé le stade B (fig. 18), mais n'ai rien vu des stades C, D, E, F, G. Avec la figure 19, nous nous trouvons en H^3. Nous y voyons, dans chaque gamète, deux gros corps nucléaires en voie de développement, ne prenant aucune coloration par les teintures et de

petits micronucleus disséminés irrégulièrement. Le couple, dessiné figure 20, a été tué environ douze heures plus tard que le précédent. L'état est à peu près le même, à la seule différence qu'une des gamètes contient trois corps nucléaires. Ce couple était en voie de se disjoindre, au moment où je l'ai sacrifié. Cette observation nous fait donc voir que la disjonction peut, chez cette espèce, comme chez la précédente, s'effectuer fort tard dans l'évolution.

Le nucleus primitif, qui tout d'abord a la forme d'un ruban long et étroit (fig. 17), se raccourcit, en s'élargissant et en prenant la forme d'un fer à cheval (fig. 18) dès le stade B. Il demeure dans cet état sans aucun changement jusqu'en H^3 (fig. 19), puis sa substance perd sa structure élémentaire, semble pour ainsi dire se liquéfier, et on le voit fondre et disparaître en peu de temps (fig. 20), sans laisser de trace.

Les gamètes, au sortir de la syzygie (fig. 21), ont une forme assez différente de celle de l'état végétatif ordinaire. La bouche et une partie des membranelles péristomiques ont disparu. Le corps lui-même s'est comme rétracté et, dans la moitié postérieure de la face ventrale, il n'est plus représenté que par une lamelle mince et transparente. Les deux nouveaux corps nucléaires apparaissent au centre, comme deux larges taches claires. En cet état, ces ex-conjugués ne prennent aucune nourriture et demeurent en place à peu près inertes. J'en ai tenu quelques-uns en observation pendant plusieurs jours, mais sans réussir à les voir se réorganiser et faire retour à l'état normal.

Malgré tout ce qu'il y a d'incomplet dans ces observations, je crois cependant qu'elles suffisent pour nous permettre d'affirmer que l'évolution fécondatrice, chez le Climacostomum, suit une marche parfaitement semblable à celle décrite chez le *Spirostomum teres*.

Stein [1] a vu et dessiné un couple de Climacostomum. Il a éga-

[1] *Der Organismus*, etc., t. II, 1867, p. 214, pl. IV, fig. 9.

lement observé un ex-conjugué avec ses deux sphères centrales claires.

J'ajouterai encore ici un résumé des observations faites par mes prédécesseurs sur quelques espèces du groupe des Hétérotriches, que je n'ai pas étudiées par moi-même ; mais en ne tenant compte que de celles, au sujet desquelles il a été recueilli quelques faits sur l'évolution micronucléaire.

Stentors. — Balbiani [1] a observé et figuré le stade d'accroissement A (fig. 11) et une phase déjà avancée du stade de reconstitution H (fig. 12). Cet ex-conjugué contenait deux gros corps nucléaires nouveaux, en voie d'accroissement (œufs nouveaux de Balbiani) et quelques-uns des fragments de l'ancien noyau, non encore éliminés. Balbiani n'a rien vu des nouveaux micronucleus. Ces deux observations nous permettent d'affirmer que la conjugaison des Stentors suit une marche identique à celle que nous avons décrite chez le *Spirostomum teres*. Après la fécondation, le nucleus mixte de copulation se divise d'abord deux fois, donnant ainsi naissance à quatre petits corpuscules semblables, dont deux s'accroissent et se transforment en corps nucléaires de rajeunissement, tandis que les deux autres se redivisent encore un certain nombre de fois, pour engendrer les micronucleus multiples de l'espèce. L'ancien nucleus semble disparaître entièrement par résorption. Les nouveaux noyaux recouvrent la forme normale, soit avant, soit après la première bipartition.

Blepharisma lateritia. — Les micronucleus de cette espèce, à l'état de repos, sont des plus difficiles à distinguer, à cause de leur extrême petitesse. Ils ne mesurent que 1 μ en diamètre. Leur nombre est très variable et je ne l'ai pas vu dépasser le chiffre cinq ; mais Bütschli [2] en a vu jusqu'à onze, comme le démontre la syzygie re-

[1] *Phénomènes sexuels*, etc., 1861, pl. IX, fig. 11 et 12, et *Journal de micrographie*, t. VI, 1882, p. 161.

[2] *Studien*, etc., 1876, p. 102, pl. XIII, fig. 1-5.

présentée par lui au stade A (fig. 1), avec les micronucleus en voie d'accroissement. Il a observé en outre un ex-conjugué au stade G^3 (fig. 2) et deux autres pendant les phases du stade H (fig. 3 et 4). L'évolution est identique à celle des Spirostomes et des Stentors, et l'ancien noyau est entièrement éliminé.

Bursaria truncatella. — Les observations de Bütschli [1] sur cette espèce sont bien défectueuses. Tout ce que nous pouvons en dire de certain, c'est qu'il a vu le stade d'accroissement A (fig. 18). L'ex-conjugué qu'il représente figure 16, ne nous permet pas de rétablir les dernières phases de la conjugaison.

Nyctotherus cordiformis. — Schneider [2] a observé et figuré quelques états du stade H, chez cette espèce. De ses observations, il résulte que, suivant les individus, il peut se développer tantôt un, tantôt deux nucleus de rajeunissement. Ceux-ci, en H^3, se montrent avec une structure filamenteuse pelotonnée très prononcée. Le nouveau micronucleus n'a pas été vu. L'ancien noyau semble disparaître par résorption.

XIII. ONYCHODROMUS GRANDIS.

Pl. XVIII.

Pour l'étude microscopique, je fixe cette espèce avec le sublimé à 1 pour 100, la colore par le vert de méthyle acidulé, et l'éclaircis par la glycérine, arrivant lentement. Les préparations ainsi faites sont très claires et très nettes.

Cet Infusoire ne paraît pas être très commun. Je ne l'ai encore rencontré que deux fois et à l'état d'individus isolés : la première fois, au mois de janvier 1887, et la seconde, au mois de mars de la même année. Dans les deux cas, les individus vivaient dans des eaux de lavage de cresson acheté au marché ; j'avais conservé une infusion de débris de cette plante, avec l'eau ayant servi à la net-

[1] *Loc. cit.*, p. 109, pl. XI, fig. 11-20.

[2] *Tablettes zoologiques*, t. I, 1886, p. 84, pl. XXI et XXII, fig. 4-8.

toyer. L'individu, trouvé en janvier, fut isolé en culture sur porte-objet, placé en chambre humide. Je lui donnai, à lui et à ses descendants, une abondante nourriture de *Cryptochilum nigricans*. Ils se multiplièrent très bien et je pus suivre la marche de leurs générations. L'individu, trouvé en mars, fut traité de la même façon.

Dès que j'eus de nombreux descendants de ce nouveau progéniteur, j'en fis des mélanges avec ceux issus du premier isolé. Ces mélanges réussirent parfaitement et me fournirent les nombreux accouplements, à l'aide desquels j'ai pu faire une étude complète de la conjugaison de cette espèce. Je les répétai huit à neuf fois et vis toujours des centaines d'individus s'accoupler sur chacune de ces préparations de mélangés. Il n'en fut pas de même sur les deux préparations mères, où de nombreux individus non mélangés et, par conséquent, proches parents restèrent toujours sans s'accoupler et finirent par s'enkyster.

Je dois cependant mentionner ici un fait assez intéressant. Lorsque j'observais ces préparations de non mélangés dans les conditions ordinaires où s'effectue la conjugaison des mélangés (c'est-à-dire lorsque toute la nourriture est épuisée), je voyais alors très fréquemment des Onychodromes se rechercher, comme pour s'unir. Ils prenaient, deux à deux, la position du début de la conjugaison (fig. 1), front contre front, et y persistaient quelquefois plus d'un quart d'heure, en se tâtant et se palpant doucement avec leurs cirres antérieurs. Mais ils finirent toujours par se séparer sans contracter d'union. Il y avait donc, dès ce moment chez ces non-mélangés, une forte impulsion à l'accouplement, impulsion qui semblait contrariée et annulée par l'état de proche parenté de ces individus. Cette tendance n'est pas spéciale à l'Onychodrome, car j'ai fait nombre de fois la même observation avec la *Stylonichia pustulata*.

Les mélanges féconds ont duré pendant une période s'étendant du 20 mars au 1er mai. Mais ayant voulu les continuer après cette date, tous ceux que j'effectuai demeurèrent stériles. Je n'y vis plus

se former un seul couple. Je remarquai alors que, sur la culture isolée du mois de janvier, se trouvaient de nombreux avortons, portant tous les caractères de la dégénérescence sénile, que j'ai décrite dans un travail antérieur [1]. J'en conclus que cette culture n'était plus propre à fournir des individus aptes à la conjugaison, et je la supprimai vers la fin du mois de mai.

Mais, désirant encore poursuivre plus avant cette intéressante question des mélanges, j'en exécutai d'autres entre les descendants de l'isolé de mars et ceux d'un ex-conjugué, mis en culture méthodique, enregistrée depuis le 10 avril. Jusqu'au 22 juin, c'est-à-dire jusque vers la cent cinquantième génération des descendants de l'ex-conjugué, il ne se produisit aucun accouplement dans ces mélanges, dont une douzaine furent échelonnés à des dates successives, du 25 avril au 22 juin. A partir de cette dernière date, s'ouvre une période féconde s'étendant jusqu'au 15 juillet, et pendant laquelle les sept à huit mélanges exécutés fournirent tous de nombreux accouplements. J'isolai quelques-uns de ces couples ; ils se comportèrent normalement et les ex-conjugués se réorganisèrent bien. Mais après le 15 juillet, cette fécondité sembla diminuer rapidement, et sur les quelques mélanges que j'effectuai encore jusqu'au 1er août, je ne vis plus que quelques rares conjugaisons. Cette stérilité était probablement causée par le grand âge des générations des deux cultures, les descendants de l'ex-conjugué en étant alors à leur deux cent trentième à deux cent quarantième bipartition, et ceux de l'isolé de mars à leur trois centième depuis leur mise en culture.

Pendant la durée de cette dernière, il se forma, à quatre ou cinq reprises, quelques couples sur les préparations de non-mélangés. Ainsi, dès le 19 juin, je trouve deux de ces couples qui, isolés, ont fini par le dépérissement et la mort des ex-conjugués, le surlendemain de la disjonction. Le 8 juillet, encore quelques couples. J'en isole un, dont voici l'histoire. La disjonction a lieu le 9 juillet, à

[1] *Archives de zoologie expérimentale*, t. VI, 1888, p. 221.

7 heures du soir. Le 11, à 4 heures du soir, les deux ex-conjugués reconstituent leur bouche et recommencent à manger. Le 12, à 6 heures du matin, le numéro 1 effectue sa première bipartition, tandis que le numéro 2 n'y arrive que le lendemain 13, à 9 heures du matin. Les deux rejetons de ce numéro 2 sont peu vigoureux, ne prennent pas de nourriture et finissent par périr le 15 et le 16. Les rejetons du numéro 1, au contraire, bien portants, s'accroissent et se multiplient rapidement, et, le 16, en sont déjà à leur quinzième bipartition. J'abandonne ici cette expérience. Il est fort possible qu'en la prolongeant plus loin, j'aurais bientôt vu les descendants du numéro 1 s'étioler à leur tour.

Enfin le 16 juillet, le 1er et le 6 août, j'observe encore des couples, au nombre d'une douzaine chaque fois, sur ces préparations de non-mélangés. J'en tue cinq et les prépare pour l'étude microscopique. D'après l'état de leur nucleus, ils ont été sacrifiés dans les premières heures de la conjugaison, c'est-à-dire au moment où les micronucleus sont les plus apparents. Sur aucun d'eux je n'en puis voir la moindre trace. Il en est de même d'ailleurs des nombreux individus non conjugués qui se trouvent également sur cette préparation. Ces conjugaisons se sont donc effectuées entre proches parents, mais affectés d'atrophie micronucléaire par dégénérescence sénile. Elles seraient inévitablement demeurées stériles et auraient abouti à la mort des ex-conjugués.

En résumé, il ressort assez nettement de toutes ces expériences que les accouplements ne sont nombreux et féconds qu'entre individus descendants de progéniteurs distincts et arrivés au moins de la cent quarantième à la cent cinquantième génération fissipare, depuis la conjugaison de leur ancêtre primitif. Cet état fécond peut durer, dans un cycle de générations, pendant un temps que je n'ai pas exactement déterminé, puis est remplacé de nouveau par un état d'infécondité, causé évidemment par la dégénérescence sénile. Les quelques accouplements, que l'on voit encore s'effectuer pendant cette dernière période et qui peuvent se faire même entre individus

proches parents, sont fatalement condamnés à la stérilité et entraînent la mort des gamètes.

Sur les préparations tenues en chambre humide, où je place les Onychodromes mélangés, les unions n'ont jamais commencé à s'effectuer avant que toute la nourriture disponible n'y fût complètement épuisée. Cette loi est absolue, et jamais je n'ai vu un seul couple, tant que les Onychodromes avaient encore à manger. Ils attendent même, pour s'accoupler, assez longtemps après avoir fait disparaître la dernière de leurs proies et jeûnent ainsi au moins une bonne demi-journée. C'est seulement après cette longue abstinence que l'on commence à les voir se rechercher. Il suffit donc, pour les empêcher de se conjuguer, d'avoir soin de toujours tenir de la nourriture à leur disposition. En ne négligeant jamais ce soin, on peut leur faire traverser un cycle entier de générations et les amener jusqu'à l'extrême limite de la dégénérescence sénile, sans que leur appétit conjugal s'éveille à aucun moment, quels que soient leur diversité d'origine ou l'âge de leurs générations agames.

Dans un très grand nombre de cas, il a semblé y avoir un rapport absolu entre le moment de la conjugaison et les premières heures de la journée. Voici le détail d'un de ces cas, qui mettra ce rapport en évidence, mieux qu'aucun autre. Le 21 avril, j'avais fait un mélange, dont toute la nourriture se trouva épuisée dès les premières heures de l'après-midi. Le 22, à cinq heures du matin, le jour n'étant pas encore levé, je trouvai déjà quelques couples complètement unis et d'autres plus nombreux en voie de s'effectuer. Les accouplements continuèrent ainsi à se faire pendant toute la matinée et ne s'arrêtèrent que vers midi. Il se trouva alors au moins deux cents couples sur la préparation. Il était cependant resté encore un grand nombre d'individus libres qui, pendant l'après-midi, ne bougèrent plus. Mais le lendemain 23, aux mêmes heures, ils s'unirent à leur tour et il se forma une centaine de nouveaux couples, dont l'union était achevée avant midi. Vers une heure de l'après-midi commencèrent les disjonctions des couples unis la veille. Tous étaient

désunis le soir entre huit et dix heures. Le lendemain 24, les couples du 23 effectuèrent également leur disjonction dans l'après-midi. Ainsi donc, chez cette espèce, les accouplements paraissent presque toujours s'effectuer à partir des dernières heures de la nuit jusque vers le milieu du jour. J'ai dit presque toujours, car, sur un de mes mélanges, la marche a été tout autre. Cette préparation avait été faite le 23 avril, et dans la journée même les Onychodromes eurent absorbé toute la nourriture disponible. Ils passèrent les journées du 24 et du 25 sans manger et sans s'unir. Le soir seulement du 25, entre huit et neuf heures, j'aperçus quelques couples en voie de se joindre, et à dix heures, je constatai l'existence de trente à quarante, complètement unis. Le lendemain matin, au point du jour, les couples étaient fort nombreux, et ils continuèrent à se produire pendant toute la matinée. Je ne sais, pour le moment, quelle explication donner à cette unique observation contradictoire.

La durée de la période de syzygie varie avec la température. Je l'ai vue durer de trente-deux à trente-quatre heures avec une température de 17 à 18 degrés centigrades, et de dix-huit à vingt heures avec 24 à 25 degrés centigrades. Ces durées, qui paraissent relativement plus longues que chez les Paramécies, n'en diffèrent cependant en rien. La disjonction, en effet, chez les Onychodromes, a toujours lieu à une phase d'évolution beaucoup plus tardive (fig. 34), jusqu'à un état déjà avancé du stade II.

Les Onychodromes, lorsqu'ils se recherchent pour s'unir, se placent longitudinalement sur un même axe (fig. 1), en s'affrontant par la région antérieure de leur corps. Chacune des gamètes replie un peu en dehors le bord extérieur de son péristome, de façon à faciliter le contact réciproque de la région médiane évasée de cet organe. C'est, en effet, par la partie centrale nue du péristome que les deux conjoints commencent à se souder l'un à l'autre. Cette soudure ne se fait d'abord que sur une étendue très limitée de part et d'autre. Lorsqu'elle est solidement assurée, une des gamètes se

replie de côté, en étirant un peu et tordant le cordon d'union, et vient ainsi se placer parallèlement à l'autre (fig. 2). A ce moment, on distingue encore la bouche et la portion postérieure des membranelles adorales de la gamète de droite, ainsi que ses membranelles frontales. La gamète de gauche a déjà perdu ces dernières, ne conservant qu'une longue écharpe de membranelles buccales. La coalescence, en se continuant et s'étendant jusqu'au delà du milieu des corps (fig. 20), fait disparaître la bouche de la gamète de droite. En même temps, elle rapproche les portions de zones adorales conservées sur chacune des gamètes, de sorte que, finalement, un nouvel arc vibratile complet se trouve reconstitué, composé dans sa moitié antérieure des membranelles frontales de la gamète de droite, et dans sa moitié postérieure des membranelles buccales de la gamète de gauche. Ce nouvel arc vibratile, de composition mixte, fonctionne à l'instar de ceux dont il est le démembrement, et son tourbillon alimentaire précipite les proies vers la bouche conservée de la gamète de gauche. Les couples, ainsi complètement unis, peuvent, en effet, encore prendre de la nourriture pendant les deux ou trois premiers stades de la conjugaison. Tous les cirres latéraux de la gamète de gauche disparaissent par résorption dans cette coalescence. Celle-ci ne s'étend jamais au delà des trois cinquièmes antérieurs des corps, qui demeurent toujours entièrement libres dans leurs deux cinquièmes postérieurs.

J'ai montré ailleurs [1] combien variait facilement la taille de l'Onychodromus, et qu'en changeant la nature de ses aliments, on pouvait voir sa longueur passer du simple au double. Les accouplements se font toujours et exclusivement entre individus de taille réduite. Non pas que ces petites gamètes soient descendues à cette réduction de taille par suite d'une dégradation organique fatale et immuable. Il suffirait, au contraire, de les empêcher de s'accoupler, en leur donnant une nourriture convenable, pour les voir en deux

[1] *Archives de zoologie expérimentale*, etc., 2e série, t. VI, 1888, p. 218.

ou trois générations remonter au type de grande taille ; mais, en même temps, elles perdraient tout appétit conjugal. Je n'ai, en effet, jamais vu ces formes de grande taille se rechercher, pour former des syzygies. La longueur des gamètes, observées par moi, a varié entre 120 et 150 μ, tandis que les grandes formes peuvent atteindre et même dépasser 300 μ.

L'Onychodrome s'accouple normalement avec deux micronucleus. On trouve cependant quelquefois des gamètes n'en montrant qu'un, mais ce sont des individus en voie de dégénérescence sénile qui, chez cette espèce, se fait sentir d'assez bonne heure par une atrophie graduelle, puis complète du micronucleus. Les micronucleus, à l'état de repos, ont la forme de petits corpuscules sphériques, d'aspect parfaitement homogène (fig. 3), se colorant vivement par les teintures micro-chimiques et d'un diamètre mesurant entre 4 à 5 μ.

Le premier indice de l'action de l'accouplement sur les micronucleus se manifeste par le gonflement de leur membrane qui, pour ainsi dire invisible à l'état de repos, se soulève et se détache de la masse qu'elle enveloppe (fig. 4). Cette masse centrale, elle-même, se dilate peu à peu et perd son aspect compact. En se distendant ainsi, elle envahit tout l'espace délimité par la membrane gonflée (fig. 5). Dans cet état, les micronucleus représentent des sphères pleines d'un diamètre de 8 μ et dont la substance fondamentale a un aspect finement granuleux. Mais, pour moi, cet aspect granuleux n'est que l'expression de filaments extrêmement délicats, repliés et contournés sur eux-mêmes, dans un pelotonnement serré. La coloration est alors moins vive et diffuse. Cet état correspond à la phase A^2, la phase A^1 étant représentée par l'état de repos.— Pendant la phase A^3 (fig. 6 et 7), les micronucleus continuent à s'accroître par un nouveau gonflement de la membrane périphérique, et leur diamètre en arrive à mesurer de 11 à 12 μ. La substance fondamentale s'étire alors, sur un de ses côtés, en minces et nombreuses traînées, qui s'en vont, en rayonnant, aboutir à la paroi interne de la mem-

brane. Ces traînées, qui, tout d'abord, serrées les unes contre les autres, formaient un faisceau parallèle, s'étalent peu à peu, en s'écartant vers la périphérie, et leurs rayons envahissent toute la cavité du micronucleus. Celui-ci, vu à ce moment (fig. 7) par le pôle d'émission des traînées, représente une sphère avec un noyau central, duquel partent de tous côtés de nombreux rayons. Ce noyau central et ces rayons ont tous un aspect granuleux et se colorent uniformément d'une façon diffuse.— Enfin, pendant la phase A^4, les micronucleus atteignent leur maximum d'accroissement, leur diamètre mesurant 14 μ, ce qui représente un volume une trentaine de fois plus grand qu'au début. Leur substance fondamentale s'est différenciée en un petit amas d'aspect granuleux, occupant le pôle d'émission, et de nombreux et minces filaments homogènes et hyalins partant, en rayonnant, de ce pôle d'émission et se dirigeant vers le pôle opposé. Beaucoup d'entre eux se terminent encore sur la paroi interne de la membrane peu au delà de l'équateur, et par conséquent n'atteignent pas ce pôle opposé. Ceux d'entre eux qui dépassent l'équateur, portent tous attachés et collés sur leur longueur de fines granulations nettement délimitées et distinctes. Ces granulations, ainsi que l'amas polaire, se colorent vivement par les teintures micro-chimiques (fig. 8 et 20), tandis que les filaments demeurent parfaitement incolores. Un peu plus tard (fig. 9), tous les filaments hyalins courent sans interruption d'un pôle à l'autre. Le pôle d'émission est encore indiqué par un petit amas granuleux, très réduit de volume. Les granulations de chromatine du pôle opposé ont remonté le long des filaments hyalins et se sont tassées en une bande équatoriale. Nous sommes ici au dernier terme du stade d'accroissement A et sur le seuil du premier stade de division B.

Pendant les phases A^3 et A^4, on peut aisément reconnaître sur le vivant, même avec un faible grossissement, les couples qui y sont arrivés. Les micronucleus y apparaissent dans le corps sous la forme de taches claires, ressemblant tout à fait à des vacuoles creusées dans l'épaisseur du cytoplasme. Celui-ci est toujours plus ou moins

opaque, par suite de la présence de granules de zooamylum et de corpuscules d'urate de soude.

Avant de continuer à suivre l'évolution micronucléaire, je tiens à entrer dans quelques détails sur la forme que la karyomitose revêt chez cette espèce, ainsi d'ailleurs que chez toutes les Oxytrichides. Cette forme, pendant les phases de développement de l'appareil connectif, diffère assez notablement de celle que nous connaissons chez les Paramécies.

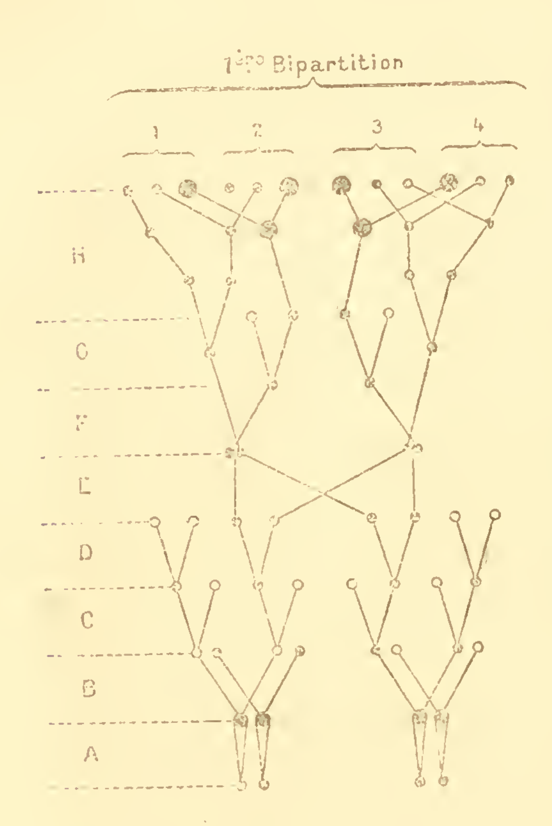
La première phase (*Spirem* — fig. 18) est représentée par cet état de pelotonnement de la masse filamenteuse micronucléaire, dont les éléments sont si fins et délicats, qu'avec les plus forts grossissements, ils apparaissent bien plutôt sous l'aspect de granulations que sous celui de filaments continus. Cette phase correspond à la phase de peloton lâche des botanistes, le peloton serré étant représenté par l'état primitif compact du repos. Dans cette première phase, la masse micronucléaire se colore faiblement et d'une façon diffuse. Dans la seconde phase (*Aster* — fig. 19), le micronucleus s'allonge en fuseau épais et sa substance se différencie en fibres ou bâtonnets relativement épais, dirigés suivant l'axe longitudinal. Ces fibres ne s'étendent jamais d'un pôle à l'autre. On ne peut les suivre guère au delà de moitié de la longueur des fuseaux, puis elles disparaissent, leurs extrémités se glissant sous leurs voisines. Ces fibres ou bâtonnets se colorent déjà assez vivement par les teintures. Pendant la troisième phase (*Métakinèse* — fig. 10-12), le micronucleus affecte, suivant les stades, une forme ovale (stade B, fig. 10), ou conserve sa forme en fuseau (stade C, D, G, fig. 11 et 12). La chromatine, fortement colorée, s'est condensée en bâtonnets formant une plaque équatoriale et de minces filaments incolores et hyalins s'étendent d'un pôle à l'autre. Dès la fin de cette phase (fig. 12), les fuseaux éprouvent une légère torsion. Dans la quatrième phase (*Diaster* — fig. 13-15), les éléments chromatiques, après s'être divisés, forment deux groupes, qui se sont écartés l'un de l'autre vers les pôles. Ces deux groupes d'éléments chromatiques repré-

sentent la substance fondamentale des deux noyaux filles. Ils sont toujours reliés entre eux par les filaments hyalins du fuseau, qui commencent à s'allonger, en s'étirant et à se transformer ainsi en filaments connectifs. En s'étirant, le mouvement de torsion signalé plus haut s'est maintenu. Je dois mentionner ici un détail assez curieux, particulier au stade B (fig. 13 et 14). Dans la région équatoriale, entre les deux groupes chromatiniens, on voit une bande de substance granuleuse se colorant légèrement par les teintures. On dirait un résidu de matière chromatique qui aurait été abandonné là, quand les deux groupes se sont éloignés de l'équateur. Plus tard, pendant la phase suivante, ce résidu fond et disparaît, sans laisser de trace. Les éléments chromatiniens des deux noyaux filles arrivent jusqu'aux pôles (fig. 14) à l'état de bâtonnets nettement distincts. Mais ils ne tardent pas (fig. 15) à se souder, en s'anastomosant les uns aux autres, et forment ainsi une trame délicate à mailles fines. Dans la cinquième phase enfin (*Dispirem* — fig. 16 et 17), la trame chromatinienne se condense fortement et n'est plus représentée que par deux petites masses presque entièrement compactes, très vivement colorées par les teintures. Nous avons là de véritables micronucleus à l'état de repos. En même temps, le faisceau de filaments connectifs s'est fortement allongé, repoussant ainsi loin l'un de l'autre les noyaux filles. Dans sa partie médiane, il s'effile en s'étranglant (fig. 16), et cet étranglement finissant par se rompre, chaque noyau fille demeure isolé, emportant avec lui un appendice conique hyalin, composé de la moitié des filaments connectifs (fig. 17). Cet appendice lui-même ne tarde pas à disparaître par résorption, laissant le nouveau noyau libre et prêt à recommencer une nouvelle évolution.

Telles sont les principales phases de la karyomitose chez les Oxytrichides. Les différences avec les Paramécies, dans le développement de l'appareil connectif, sont assez intéressantes, mais ne doivent pas être considérées comme ayant une importance essentielle. Il existe, en effet, des espèces, comme le *Loxophyllum fasciola*

(pl. XVI, fig. 33 et 35), chez lesquelles les deux formes peuvent coexister, suivant les stades.

Reprenons maintenant la suite de l'évolution micronucléaire, que nous avons laissée à la fin du stade A. Les micronucleus passent immédiatement et sans transition de la phase A^4 à la phase B^3 (fig. 10 et 21); du moins, sur les nombreuses préparations examinées par moi, je n'ai rencontré aucune forme de transition. Dans ce passage, les micronucleus subissent une contraction assez marquée et ne mesurent plus que 10 μ.



Pendant le stade C (fig. 22), deux seulement des quatre corpuscules micronucléaires, issus de la division du stade B, continuent à évoluer. Les deux autres se désorganisent, leur chromatine se condense en une petite masse compacte se colorant vivement, et ils constituent ainsi une première génération de corpuscules de rebut. Dès ce stade C, on constate constamment, entre les deux gamètes, une différence dans la rapidité de marche évolutive des corpuscules. Ceux de la gamète de gauche sont toujours en avant sur ceux de la gamète de droite. Ainsi, sur le couple dessiné figure 22, les deux corpuscules de droite en sont encore en C^3, tandis que ceux de gauche sont déjà en C^5. Chez le couple de la figure 23, la gamète de droite est arrivée en C^5, avec deux corpuscules de rebut, tandis que celle de gauche est déjà en D^1, avec quatre corpuscules de rebut. En effet, à la fin du stade C, deux des quatre nouveaux petits noyaux s'arrêtent dans leur évolution et constituent ainsi la seconde génération de corpuscules de rebut. Les deux autres, au contraire, con-

tinuent à se développer et se divisent une troisième fois pendant le stade D. Sur la figure 24, la gamète de droite nous montre ces deux corpuscules à la cinquième phase, et à côté d'eux quatre corpuscules de rebut ; sur la gamète de gauche, où l'évolution est plus avancée, la différenciation des pronucleus, issus de la mitose D, est déjà effectuée, et à côté d'eux nous voyons cinq corpuscules de rebut. Il devrait y en avoir six, puisque les quatre corpuscules des deux premières générations, réunis aux quatre nouveaux issus de la division D, nous donnent un total de huit ; mais il est fort possible que l'un d'eux fût déjà complètement résorbé ou bien que, masqué par les corps nucléaires, il ait échappé à ma vue. Ainsi donc, des quatre nouveaux petits noyaux issus de la division D, deux seulement continuent à vivre, les deux autres s'atrophiant et se résorbant. Les deux corpuscules survivants représentent les pronucleus mâle et femelle.

Ces pronucleus ont la forme de petites sphères d'un diamètre de 6 μ (fig. 25 *a*). Leur structure est d'apparence finement granuleuse et correspond à la première phase de division, ou phase de pelotonnement lâche. Ils sont parfaitement identiques entre eux et on ne saurait y discerner aucune différence de volume ou de structure quelconque. Les pronucleus mâles, dans les deux gamètes, sont toujours placés en avant des pronucleus femelles. Celui de la gamète gauche (fig. 24 et 25) est même refoulé en avant jusqu'au delà de la bouche, et c'est dans cette région antérieure du corps qu'il exécute son passage de gauche à droite. Le pronucleus de droite, au contraire, ne s'avance guère plus loin que la limite postérieure de coalescence des corps. C'est également en ce point qu'il passe de droite à gauche. En arrière de celui que j'ai dessiné sur la figure 20, on voyait dans le cytoplasme des traînées fibreuses, comme si, en exécutant son mouvement d'échange, il avait étiré la substance plasmique à travers laquelle il s'avançait.

Lorsque les pronucleus mâles sont passés dans le corps de leur nouvel hôte, ils cheminent en arrière, pour aller rejoindre les pro-

nucleus femelles. Ceux-ci remontent également un peu en avant. La rencontre se fait au milieu de la région postérieure du corps (fig. 26-28). A ce moment, pronucleus mâles et pronucleus femelles ont déjà profondément modifié leur structure, qui est devenue fibreuse longitudinalement (fig. 26 *a*) et correspond par conséquent à la deuxième phase de division. C'est en cet état que leur copulation s'effectue (fig. 27 *a* et 28 *a*). Ils s'accolent l'un à l'autre, tantôt par un de leurs côtés, tantôt par une de leurs extrémités. Les membranes périphériques se résorbent aux points de contact, et les deux masses fibreuses fondamentales se rapprochent et se confondent sous une enveloppe unique (fig. 28 *b*). Le nouveau nucleus mixte apparaît tout de suite (fig. 29 *a*) dans la seconde phase de division du stade F. Son aspect est celui d'un gros fuseau fibreux longitudinalement. La fécondation est complètement achevée.

Les six corpuscules de rebut sont assez longtemps à se résorber, et on en retrouve encore quelques-uns jusqu'à la fin du stade F.

Revenons un peu en arrière pour tâcher de comprendre un fait, qui, de prime abord, paraît assez singulier. Nous avons vu que, pendant le stade D, deux des quatre nouveaux corpuscules issus de la division C continuaient à évoluer et se divisaient à nouveau. J'ai constaté le même dualisme de ce stade chez l'*Euplotes patella*, et il est fort probable qu'on le retrouvera chez toutes les Oxytrichides et les Euplotides ; tandis que chez toutes les autres espèces étudiées jusqu'ici nous n'y avons jamais vu qu'un seul corpuscule survivre et évoluer. Cette double survivance d'ailleurs est parfaitement inutile, puisque la division d'un seul corpuscule suffit à la production du pronucleus mâle et du pronucleus femelle, qui sont toujours uniques, aussi bien chez les Oxytrichides que chez les autres espèces. Comment alors expliquer ce dualisme chez les premières, dualisme qui aboutit à ce singulier résultat de donner naissance à une troisième génération de corpuscules de rebut, quand il semble bien établi, par toutes mes autres observations, que les stades B et C seuls sont destinés à la production de ces corpuscules? Je considère ce

dualisme comme une simple superfétation sans importance et déterminée par une cause dont nous avons déjà parlé. Nous avons vu, en effet, chez les Paramécies, que le choix du corpuscule, destiné à continuer l'évolution pendant le stade D, était le résultat du hasard de la position. Aucun des quatre corpuscules issus du stade C ne possédait, inhérente à son essence, la faculté de survivre et d'évoluer; mais cette faculté est donnée à l'un d'eux uniquement par le fait de s'être trouvé placé en un point spécial du corps. Eh bien, je crois que, chez les Oxytrichides et les Euplotes, au début du stade D, deux corpuscules au lieu d'un se trouvent ainsi placés dans ce point spécial et en subissent l'influence, qui les entraîne l'un et l'autre à une nouvelle division. Si cette influence se fait sentir sur deux et non pas sur un seul, c'est peut-être simplement parce que les développements et les divisions des corpuscules micronucléaires se font ici dans un espace beaucoup plus étroit et plus confiné que chez les espèces antérieures, et que les produits de ces divisions demeurent toujours beaucoup plus rapprochés et pour ainsi dire tassés les uns sur les autres. Je présente cet essai d'explication sans y insister autrement.

Reprenant maintenant la suite de l'évolution micronucléaire, nous voyons le nouveau noyau de copulation se diviser deux fois pendant les stades F (fig. 30) et G (fig. 31). Mais nous remarquerons avec soin que, pendant ce dernier stade, un des corpuscules, celui placé en avant, devance toujours beaucoup, dans sa mitose, l'autre placé en arrière. Cette observation est importante, car c'est du corpuscule antérieur que dérive toujours le nouveau corps nucléaire, et du corpuscule postérieur, les deux nouveaux micronucleus définitifs. En effet, sur la figure 32, au centre du corps et près du corpuscule postérieur à la cinquième phase de sa division, nous distinguons un petit corps nucléaire d'un diamètre de 4 μ et demi, de structure finement granuleuse et présentant ainsi tous les caractères d'un noyau en voie de développement. Plus en avant, existe un petit corpuscule compact, vivement coloré; c'est le noyau frère

du précédent. Mais au lieu de continuer à vivre, il va disparaître par résorption.

Chez l'Onychodrome, il ne se développe jamais qu'un seul nouveau corps nucléaire, et c'est toujours le postérieur. Nous retrouvons donc encore ici, nettement accusée, l'influence déterminante de la position sur le sort et le rôle des nouveaux éléments nucléaires. Aucun d'eux ne renferme, inhérent à sa nature propre, le principe de son évolution future. C'est au hasard seul de leur naissance, qui les fait apparaître en telle ou telle région du corps des gamètes, qu'ils doivent l'un de se développer en corps nucléaire, l'autre de disparaître par résorption, et les deux derniers, de se figer pour ainsi dire et de s'arrêter à l'état de micronucleus. Le cytoplasme ambiant doit bien certainement jouer ici un rôle capital de sélection. Par quelle voie, par quel moyen mécanique ou chimique exerce-t-il cette action directrice? C'est ce que je n'essayerai pas de dire, toute base positive nous faisant défaut pour tenter un essai d'explication.

Le nouveau corps nucléaire s'accroît rapidement (fig. 33). Lorsque les gamètes en arrivent à se disjoindre (fig. 34), il apparaît déjà avec un diamètre de 13 à 14 μ, et, sur le vivant, produit l'effet d'une tache ronde claire, située au centre du corps. Celui-ci est devenu de plus en plus opaque par le tassement et l'accumulation des granules de zooamylum et des corpuscules d'urate de soude.

Les granules de zooamylum[1] sont de beaucoup les plus nombreux, et c'est surtout à leur présence qu'est dû l'aspect noirâtre opaque des gamètes à cette période de la conjugaison. Ils représentent une substance de réserve, destinée à être utilisée plus tard, et non pas un produit de combustion, comme le prétendent Bütschli[2] et

[1] Dans le cours de ce travail, j'ai toujours employé, pour désigner ces granules, le terme zooamylum de préférence à celui de paraglycogène, proposé par Bütschli. Leur substance, en effet, par tous ses caractères physico-chimiques, les rattache, dans la série des productions amylacées, bien plutôt à l'amidon qu'au glycogène. (Voir *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CII, 1886, p. 120.)

[2] *Studien*, etc., 1876, p. 209.

Balbiani [1]. Bien loin qu'il y ait, chez les Infusoires à l'état de syzygie, une surexcitation des mouvements d'échanges nutritifs, il semble tout au contraire que les phénomènes d'assimilation et de désassimilation éprouvent, sinon un arrêt complet, du moins un très grand ralentissement. Comment, en effet, expliquer autrement la persistance et la survie des gamètes qui, par exemple chez l'Onychodrome en question ici, doivent, avec une température de 17 à 18 degrés centigrades, passer cinq à six jours sans prendre aucune nourriture ? Ces gamètes, comme nous le verrons, décroissent sensiblement de taille, ce qui prouve que l'usûre physiologique agit toujours un peu ; mais elles n'en résistent pas moins à ce long jeûne, ce qu'elles ne feraient pas s'il y avait surexcitation et non pas ralentissement des mouvements d'échange de matière. En outre, l'examen physico-chimique démontre, sans conteste possible, la nature amylacée de ces granules [2], et dès lors, il devient de toute impossibilité de les considérer comme des produits de régression organique. Tout récemment (mai 1889), j'ai pu vérifier la même composition physico-chimique sur les granulations de *Stylonichia mytilus* sortant de conjugaison, et j'ose affirmer que l'on retrouvera cette substance de réserve partout où les gamètes prennent cet aspect noirâtre, opaque, pendant les dernières phases de la conjugaison. A l'appui de cette affirmation, j'invoque ce fait d'observation, que cette opacité se constate surtout, sinon uniquement, chez les espèces soumises à un long jeône après la disjonction. Chez ces espèces, tout l'appareil buccal a disparu et, lorsque le moment de la réorganisation arrive, ces substances de réserve sont utilisées et pourvoient aux échanges de matières nécessaires à cette réorganisation. On peut voir, en effet, le corps des gamètes s'éclaircir beaucoup, simultanément avec la reconstitution de la bouche.

Nous sommes donc arrivés au moment de la disjonction. Les exconjugués (fig. 35 et 36) contiennent, au centre de leurs corps, un

[1] *Journal de micrographie*, 1882, p. 157.

[2] *Archives de zoologie expérimentale*, 2e série, t. VI, 1888, p. 219.

gros corps nucléaire sphérique, en voie d'accroissement et deux nouveaux micronucleus. L'accroissement du corps nucléaire se continue encore pendant quelque temps, puis tout semble s'arrêter et entrer dans une période de repos, qui durera jusqu'au moment de la reconstitution de la bouche. La durée de cette longue pause est, comme celle de la période de syzygie, sous l'influence de la température. En comptant depuis le moment de la disjonction, je l'ai vue se prolonger pendant quatre-vingt-seize heures avec 17 à 18 degrés centigrades, tandis que, avec 24 à 25 degrés, elle ne durait plus que cinquante-quatre à cinquante-six heures et quarante-six heures seulement avec 26 degrés.

Le nouveau nucleus subit, pendant cette longue phase, une élaboration particulière dans sa structure intime. Tout d'abord, il avait cet aspect finement granuleux, expression du pelotonnement serré et de l'enchevêtrement de filaments d'une extrême finesse et à contours et replis tassés les uns contre les autres. En cet état, il se colorait légèrement et d'une façon diffuse. Plus tard et jusque peu de temps avant la transformation accompagnant la reconstitution de la bouche, ces filaments pelotonnés se sont fortement épaissis, et alors on les distingue très nettement dans leurs sinuosités et leurs replis (fig. 38), même avec un grossissement de moyenne force. Ils se colorent fort peu par les teintures micro-chimiques. Cet état correspond à la phase H^3, avec laquelle, on se le rappelle, nous avons également observé des noyaux non colorables chez les Paramécies.

Cette phase se termine avec la reconstitution de l'appareil buccal, et alors nous entrons dans la dernière phase H^4. Plusieurs ex-conjugués que j'ai mesurés à ce moment, avant qu'ils n'aient encore pris de nourriture et recommencé leur accroissement végétatif, avaient des longueurs variant entre 90 et 100 μ, c'est-à-dire au moins 30 à 40 μ de moins qu'au début de la conjugaison.

Simultanément avec la reconstitution de la bouche, le nouveau nucleus éprouve une nouvelle et dernière modification. Il s'allonge

dans le sens du grand axe du corps, puis s'étrangle en son milieu et forme ainsi un noyau composé de deux corps, reliés par un mince cordon connectif (fig. 39). Ces deux corps nucléaires sont tantôt simples, tantôt coupés en deux par une cloison transversale. Les Onychodromes ex-conjugués, à ce moment, ont dans toutes leurs parties et tous leurs éléments une organisation absolument identique à celle des Stylonichies. Cet état, par une température de 17 à 18 degrés centigrades, dure environ vingt-quatre heures, pendant lesquelles les ex-conjugués se nourrissent avidement et s'accroissent. La substance du nucleus est encore peu compacte, mais prend déjà très nettement les teintures micro-chimiques. Elle paraît comme spongieuse et vacuolaire, et certaines parties s'y colorent à peine. Quelques heures plus tard, enfin, ce nouveau nucleus, continuant à s'accroître avec l'Infusoire, reprend la forme typique divisée en quatre corps reliés par des commissures (fig. 40). La substance de ces quatre corps nucléaires est devenue plus dense et se colore plus vivement. On y voit encore cependant des régions d'un aspect vacuolaire, remplies par une trame plasmique non colorable. L'individu que j'ai dessiné, comme exemple de cet état, avait été sacrifié trente-deux à trente-quatre heures après la réorganisation de la bouche et, par conséquent, était tout près d'effectuer sa première bipartition fissipare. Il mesurait 195 μ. Les Onychodromes et toutes les Oxytrichides, je crois, se trouvent donc ramenés à leur état d'organisation normale par la simple évolution des organes et sans le concours d'une fissiparité, comme cela a lieu chez les Paramécies. Cette quatrième phase du stade H, de la réorganisation de la bouche à la première bipartition, varie aussi en longueur suivant la température. Je l'ai vu durer treize heures avec 26 degrés centigrades, quinze à seize heures avec 24 degrés, et enfin vingt-cinq heures avec 17 à 18 degrés.

Voici résumé en un tableau les durées horaires des trois périodes signalées au cours du texte, avec les températures correspondantes :

	26 degrés.	24 degrés.	17 degrés.
1re période..............	15 heures.	20 heures.	32 heures.
2e période..............	46 —	56 —	96 —
3e période..............	13 —	16 —	25 —
Totaux.......	74 heures.	92 heures.	153 heures.

La première période, on se le rappelle, correspond à l'état de syzygie ; la seconde va de la disjonction à la réorganisation de la bouche, et la troisième de ce moment à la première bipartition.

Que devient l'ancien noyau? Son histoire est fort simple. Il se compose, on se le rappelle, de quatre corps unis par des commissures. Au début, ces corps nucléaires montrent une structure simple et uniforme. Dès le stade B (fig. 21), la chromatine commence à se condenser en amas homogènes, formant comme de petits nucléoles compacts, disséminés dans la masse nucléaire. Pendant les stades suivants (fig. 22 et suivantes), cette condensation va progressant et chaque corps nucléaire paraît alors composé d'une masse centrale compacte et d'une zone périphérique, structurée en une trame fine et légère. Très souvent le corps nucléaire antérieur de la gamète de droite se fragmente en deux parties. Les autres restent toujours simples. Cet état dure ainsi jusqu'à la seconde phase du stade H, au moment de la disjonction. Alors la condensation devient générale dans toute la substance nucléaire (fig. 34-36). Chaque corps ne représente plus qu'une petite masse de chromatine amorphe, vivement colorée par les teintures et dans laquelle existent souvent une ou plusieurs petites vacuoles. Ces masses de chromatine se résorbent peu à peu pendant toute la durée du stade II (fig. 39 et 40) et, lorsque arrive la première bipartition, elles ont complètement disparu sans laisser de trace.

Il nous reste maintenant à décrire les mues subies par l'appareil ciliaire au cours de toute cette évolution. Ces mues sont au nombre de trois, en y comprenant celle qui accompagne la première division fissipare. Elles se font en suivant une marche et un mode d'évolution presque entièrement semblables à ceux qui sont connus

depuis longtemps pour les mues concomitantes de la division fissipare. Une nouvelle zone adorale rudimentaire apparaît d'abord dans la région médiane du corps de chaque gamète. Cette zone adorale se développe en arc de cercle, et sur l'aire interne embrassée par cet arc croissent et se développent des cirres rudimentaires destinés à remplacer les anciens.

La première de ces mues commence pendant le stade E (fig. 25) et, au moment de l'échange des pronucleus, on distingue déjà nettement les membranelles rudimentaires de la nouvelle zone adorale. Pendant le stade F (fig. 29), apparaissent les nouveaux cirres, massés dans l'arc de cercle de la zone adorale. Enfin, pendant le stade G (fig. 32), les bandes intercalaires de cirres marginaux rudimentaires font également leur apparition. Dès lors, tous les nouveaux éléments de la mue sont formés. Il ne leur reste plus qu'à se développer et à remplacer peu à peu les anciens. Cette évolution s'effectue pendant la fin du stade G et le commencement du stade H (fig. 32 et 33). Au moment de la disjonction (fig. 34), elle est presque complètement achevée. Nous voyons, en effet, à ce moment, les nouvelles zones adorales, épanouies et remontées en avant, occuper la région antérieure des deux gamètes, tandis que les anciennes membranelles ont presque entièrement disparu. Les nouveaux cirres se sont beaucoup accrus et ont déjà pris la distribution régulière en cirres latéraux, cirres ventraux et cirres transversaux. Les nouvelles rangées de cirres marginaux ont suivi le mouvement d'accroissement et on ne voit plus en avant et en arrière que quelques-uns de leurs homologues anciens. Sur le devant existent encore deux ou trois anciens cirres latéraux et aux extrémités postérieures les vieux cirres transversaux et les deux cirres ventraux voisins sont encore présents. Enfin, lorsque la disjonction est complète (fig. 35), tous les anciens appendices ont disparu, à l'exception des cirres transversaux, toujours intacts sur une sorte de prolongement caudal. Ce prolongement se résorbe à son tour (fig. 36) et la mue est achevée. Elle diffère des mues de division fissipare, en ce que la portion antérieure,

ou frontale de la zone adorale seule se régénère. Les membranelles buccales et la bouche elle-même ne reparaîtront que plus tard, à la fin de cette longue période de repos apparent, dont nous avons parlé plus haut.

C'est, en effet, à ce moment que se place la seconde mue, qui doit compléter l'organisation extérieure des ex-conjugués. Cette nouvelle mue (fig. 37) suit une marche semblable à la précédente, avec la seule différence que la nouvelle zone adorale rudimentaire représente uniquement la moitié postérieure de l'arc vibratile, ou autrement dit les membranelles buccales non développées dans la première mue. La moitié antérieure, formée dans la première mue, persiste, en effet, sans changement. Cette nouvelle moitié postérieure vient, en se développant, se relier à la moitié antérieure et l'arc vibratile se trouve complété. Simultanément la bouche et sa membrane vibratile se sont reformées. Tous les cirres subissent un second renouvellement intégral. Après l'achèvement de cette seconde mue, les ex-conjugués se remettent immédiatement à manger.

De la troisième et dernière mue, je n'ai rien de particulier à dire, puisqu'elle ne diffère en rien de celles qui accompagnent toutes les divisions fissipares.

La première de ces mues, accompagnant la conjugaison chez les Oxytrichides, observée pour la première fois par Stein, niée par Balbiani, mais nettement réobservée par Engelmann et, depuis lors, acceptée par tout le monde, a été considérée comme un des arguments les plus concluants, à l'appui de l'opinion, considérant la conjugaison comme un phénomène de réorganisation et de rajeunissement. Leur signification, à mon avis, est tout autre et de bien moindre portée. Je les considère comme de simples régénérations, semblables à celles qui ont toujours lieu chez les Oxytrichides, lorsque ces Infusoires ont subi quelque grosse lésion. Que l'on coupe en deux une Stylonichie, chacune des moitiés, en se réorganisant en un individu complet, régénérera ses appendices par une mue totale, identique à celles que nous venons de décrire. Les deux mues

de la conjugaison sont également de simples régénérations de même ordre et relèvent uniquement de cette faculté spéciale à l'organisme des Oxytrichides. Par le fait matériel de la coalescence des gamètes pendant l'accouplement, leurs appendices ont éprouvé de fortes lésions. Les mues servent à réparer ces lésions et à régénérer les appendices perdus. Il n'y a donc là qu'un phénomène accessoire, sans lien profond avec l'essence intime de la conjugaison. D'ailleurs, nous n'avons trouvé dans la zyzygie des Paramécies aucun phénomène que nous puissions rapprocher de ces mues. Elles sont donc particulières aux Oxytrichides et se rattachent uniquement à l'organisation spéciale de leurs appendices.

Voulant m'assurer si les ex-conjugués, au sortir de la conjugaison, jouissaient d'une faculté de reproduction plus élevée que les anciennement conjugués, j'ai institué deux cultures d'ex-conjugués et les ai poursuivies et enregistrées, l'une jusqu'à la trente-neuvième génération, la seconde jusqu'à la deux cent cinquante et unième. Simultanément, je cultivais et j'enregistrais les générations issues d'une vieille culture, commencée avec un progéniteur non conjugué. Je n'ai constaté aucune différence dans la marche des générations, sur ces trois cultures. Elles ont même été assez notablement moins rapides chez les ex-conjugués que chez l'autre. Mais je ne vois là qu'une simple différence individuelle, semblable à celles dont j'ai parlé dans un autre travail [1].

Personne avant moi n'ayant observé la conjugaison de l'Onychodrome, je n'ai à signaler que ma note des *Comptes rendus de l'Académie des sciences* [2], dans laquelle j'avais résumé les faits décrits avec détails ici.

XIV. STYLONICHIA PUSTULATA, OXYTRICHA FALLAX.

Pl. XIX, fig. 1-23.

J'ai préparé la *Stylonichia pustulata* en la tuant avec le sublimé à

[1] *Loc. cit.*, p. 256.

[2] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CV, 1887, p. 175.

1 pour 100 et en la colorant tantôt par le picro-carmin puis inclusion dans le baume du Canada, tantôt par le vert de méthyle acidulé et inclusion dans la glycérine. Ce dernier mode de coloration donne des images très nettes et préférables au premier. Il est en outre beaucoup plus expéditif.

La *St. pustulata* est peu favorable à l'étude de la conjugaison et si je n'avais pas eu mes observations sur l'Onychodrome pour me guider, j'aurais été très embarrassé à en démêler toutes les phases. Les difficultés proviennent de plusieurs causes différentes. La première consiste dans la grande petitesse des micronucleus qui, à l'état de repos, ne mesurent que 3 µ en diamètre. Leurs produits, pendant l'évolution fécondatrice, sont donc très ténus et difficiles à distinguer. Cette difficulté de visibilité est encore accrue par c fait, que la *St. pustulata* se conjugue souvent avant épuisement total de la nourriture ambiante et tout en continuant à capturer des proies. Il en résulte que les corps, à moitié digérés de ces dernières, masquent les éléments micronucléaires déjà si peu apparents. Enfin, une troisième cause de difficulté provient de la facilité avec laquelle cette espèce s'unit entre proches parentes et surtout entre individus affectés de dégénérescence sénile qui, comme nous le verrons plus loin, imprime un cours anormal à ces phénomènes. Il m'est arrivé de trouver des épidémies de conjugaison entières, uniquement composées de ces dégénérées et de perdre un temps considérable à rechercher inutilement, sur les couples préparés, des éléments disparus par atrophie sénile. Je ne connaissais pas encore ces dégradations par dégénérescence et je n'ai pas oublié le découragement que me causaient ces longues journées où, penché du matin au soir sur le microscope, je ne récoltais pas une seule observation. Les corps de toutes les gamètes étaient vides d'éléments micronucléaires.

Par compensation à ces difficultés, rien n'est plus aisé que de se procurer des conjugaisons de *St. pustulata*. C'est un des Ciliés que l'on rencontre le plus fréquemment à l'état de syzygie. Comme il

est répandu partout, il suffit d'organiser des infusions avec des débris quelconques, puisés dans des eaux stagnantes, pour l'y voir multiplier, et presque toujours ces cultures se termineront par des conjugaisons, surtout si l'on a soin de faire des préparations sur porte-objet tenues en chambre humide.

On peut encore se procurer des couples, en cultivant des isolées provenant d'origines différentes et en effectuant des mélanges de leurs descendantes. C'est surtout en pratiquant cette méthode que j'ai obtenu les accouplements avec lesquels j'ai pu conduire mon étude à bonne fin. J'en ai fait un assez grand nombre au cours des deux longues cultures décrites dans mon travail sur la multiplication des Ciliés[1]. Les étrangères que je mélangeai avec les Stylonichies de ces longues cultures, étaient prises au hasard dans mes petits aquariums. J'en isolais une, je la faisais multiplier, puis j'effectuais le mélange. Il eût été préférable d'isoler dès le début, chacune à part, deux ou trois ex-conjuguées et de faire ces mélanges avec leurs descendantes. Mais lorsque j'entrepris ces expériences, je n'avais pas encore bien saisi toute leur portée et, depuis lors, je n'ai pas eu le temps de les reprendre.

Examinons maintenant ceux de ces mélanges qui furent faits au cours de la culture, dont j'ai publié le journal complet, et qui avait été inaugurée avec une ex-conjuguée. Si nous nous reportons à ce journal, nous voyons que, jusqu'au 26 avril inclusivement, six mélanges furent effectués sans donner une seule conjugaison. Les descendants de l'ex-conjuguée étaient arrivés, sur ces mélanges, respectivement à leur 70e, 75e, 85e, 93e, 106e et 120e génération, depuis la conjugaison de leur progéniteur. A partir du 1er mai, c'est-à-dire de la 130e bipartition, commencent les mélanges féconds. Les accouplements deviennent fort nombreux avec la 155e et la 164e génération. Mais, de ce moment, commence un nouveau fait. Jusqu'alors, les Stylonichies restées sur les préparations mères

[1] *Loc. cit.*, p. 196.

non mélangées avaient toujours fini par s'enkyster, ou par mourir d'inanition. On les voit maintenant s'accoupler entre elles; ces accouplements, d'abord peu nombreux, se multiplient beaucoup dès la 174e génération et vont se continuer ainsi jusqu'à la fin de la culture. Ils se produisent encore nombreux à la 307e génération, c'est-à-dire à la veille de l'extinction de la culture, dont les dernières survivantes, arrivées au terme extrême de la dégénérescence sénile, périssent quelques jours plus tard, à la 316e génération.

J'ai isolé, à plusieurs reprises, un assez bon nombre de ces couples ainsi formés de proches parentes non mélangées. Tous ces couples, ainsi d'ailleurs que ceux demeurés sur les préparations mères, ont fini par le dépérissement et la mort des ex-conjuguées. Nous y reviendrons plus loin, en décrivant la marche de ce dépérissement.

Il résulte donc bien évidemment de ces expériences que, dans le cycle d'évolution des descendantes d'une ex-conjuguée, la maturité karyogamique ne commence à se faire sentir que vers la 130e génération. Cette maturité, jusque vers les 160e à 170e générations, ne donne lieu qu'à des unions fécondes avec des étrangères. Mais, à partir de ce moment, le besoin de conjugaison surexcité à l'excès, détermine des accouplements, même entre proches parentes, amenant fatalement la mort des conjoints. Tout cela est parfaitement d'accord avec ce que nous avons déjà constaté chez l'Onychodrome. La cause est également la même et a son origine dans la dégénérescence sénile.

La durée de la période de syzygie varie sous l'influence de la température et en sens inverse de son élévation. Avec une température de 12 degrés centigrades, je l'ai vue persister pendant trente-neuf heures; avec 15°,5, vingt-huit heures, et vingt-deux heures seulement avec 18°,5. Pour apprécier exactement ces chiffres, il ne faut pas oublier que la disjonction est tardive et reculée jusque pendant la seconde phase du stade H.

La *Stylonichia pustulata* ne paraît pas subir une réduction de taille bien sensible, avant de s'accoupler. J'ai mesuré des gamètes dont la longueur variait entre 115 et 160 μ. Ces tailles sont les plus ordinaires

chez cette espèce à l'état libre. Je ne l'ai, en effet, jamais vue dépasser 165 μ. Stein parle d'individus de 225 μ, mais je crois qu'il aura confondu quelque espèce voisine. A la fin de la conjugaison, lorsque les gamètes viennent de réorganiser leur bouche et n'ont pas encore pris de nourriture, leur taille a beaucoup diminué. Ainsi, un individu qui, au début, mesurait 155 μ, n'en avait plus que 120 à ce moment ; il avait donc perdu un peu plus d'un quart de sa longueur, pendant la longue période de jeûne accompagnant sa conjugaison. Ce jeûne avait duré un peu plus de six jours.

Les gamètes s'unissent en exécutant les mêmes manœuvres et prenant les mêmes attitudes que celles décrites pour l'Onychodrome. Inutile donc d'y revenir. Chez la *Stylonichia pustulata*, j'ai également vu fréquemment des individus, non encore arrivés à leur maturité fécondatrice, se rechercher, en s'affrontant péristome contre péristome et se palpant avec leurs cirres antérieurs, puis se quitter et s'éloigner, sans contracter d'unions définitives.

Les gamètes, une fois unies, continuent encore à prendre de la nourriture pendant les premiers stades de la conjugaison. J'en ai observé à l'état de syzygie depuis plus de dix heures et qui dévoraient encore des Cryptochilums. Leur cytoplasme était complètement bourré des corps de ces proies à moitié digérées.

J'ai préparé et étudié un très grand nombre de couples et réussi à observer toutes les phases de la conjugaison, presque aussi complètement que chez l'Onychodrome. Comme la marche de l'évolution est absolument identique à celle décrite chez ce dernier, je n'ai reproduit dans mes dessins que quelques-unes des phases principales. Je serai également bref dans la description, en me contentant de quelques explications pour chacune de ces figures.

Les unions se font presque toujours entre individus ne contenant que deux micronucleus ; une seule fois, j'ai observé une gamète avec quatre. Le nombre deux répond donc à l'état de maturité fécondatrice. Il en résulte qu'on peut considérer cet état de maturité comme une première étape de la dégénérescence sénile.

Celle-ci, nous le savons, a pour principal effet, chez cette espèce, la réduction graduelle, puis l'atrophie complète du micronucleus qui, chez les individus appartenant à de jeunes générations, est souvent représenté par cinq à six corpuscules. Par cette réduction au chiffre de deux, il a donc déjà subi une très forte dégradation.

Ces corpuscules, à l'état de repos (fig. 1), ont la forme de petites sphères, d'aspect compact et homogène, se colorant assez vivement par les teintures et d'un diamètre tout au plus de 3 μ. Pendant le stade A, ils s'accroissent, en suivant la même marche que chez l'Onychodrome et arrivent ainsi à atteindre un diamètre de 10 μ (fig. 2), ce qui représente un volume environ trente fois plus grand qu'au début.

Avec la figure 3, nous nous trouvons au stade B^3, et avec la figure 4 au stade E^3, c'est-à-dire au moment de la rencontre et de la fusion des pronucleus. Ceux-ci (fig. 4 *a* et 4 *b*) ont déjà pris une structure fibreuse et s'unissent, en s'accolant longitudinalement. La figure 5 représente le stade F^4 et la figure 6 le stade G, avec le corpuscule nucléaire antérieur en avance d'évolution sur le postérieur.

Les figures 7 et 8 nous conduisent au moment de la disjonction, avec le nouveau nucleus en voie d'accroissement au centre du corps et les micronucleus au nombre de deux à son voisinage. La première mue est presque achevée sur la figure 8, qui représente un individu immédiatement au sortir de la disjonction. Sur la figure 9, au contraire, nous voyons, avec son aspect vivant et naturel, une ex-conjuguée quarante heures après la disjonction. Le corps, bourré de granules de zooamylum et de corpuscules d'urate de soude, est opaque et noirâtre. Au centre, formant une tache claire, le nouveau noyau, et à côté, deux taches également claires, mais plus petites, répondant aux fragments du nucleus primitif en voie de régression. J'ai reproduit l'individu de la figure 10, parce qu'il nous montre un cas assez fréquent chez la *Stylonichia pustulata*. Il contient, en effet, deux nouveaux nucleus et deux micronucleus. Ces cas, avec deux nouveaux nucleus, s'expliquent par la persistance et l'accroissement

des deux petits noyaux, issus de la division du corpuscule antérieur pendant le stade G, tandis que, ordinairement, celui placé en arrière seul continue de vivre, l'autre se résorbant. Plus tard, au moment de la réorganisation normale complète, ces deux corps nucléaires doivent se fusionner. Enfin, les figures 11, 12 et 13 nous font voir la dernière phase et la réorganisation à l'état normal, précédée de la seconde mue. Le nouveau nucleus s'allonge, s'étrangle et reprend ainsi la forme typique de l'espèce. La bouche, complètement reconstituée par la seconde mue, permet à l'ex-conjuguée de recommencer à prendre de la nourriture.

L'ancien nucleus se fragmente, suivant les individus, tantôt en trois, tantôt en quatre. Cette fragmentation est déjà achevée dès le stade B (fig. 3). Les fragments se désorganisent et se résorbent exactement comme chez l'Onychodrome (fig. 4-8). On en trouve encore quelquefois des traces, presque jusqu'au moment de la seconde mue (fig. 11).

Je réunis ici, sous forme de tableau, quelques observations destinées à faire voir l'influence de la température sur la durée totale de l'évolution fécondatrice. Je divise celle-ci en trois périodes : la première allant du début à la disjonction; la seconde, de la disjonction à la réorganisation de la bouche; et la troisième, de ce dernier moment à la première division fissipare.

1re période	12°	39 heures.
	15°5	28 —
	18°5	22 —
2e période	9°6	254 —
	11°5	137 —
	15°	118 —
	16°5	100 —
3e période	13°	34 —
	15°	27 —
	16°5	22 —

On remarquera, dans la seconde période, le chiffre énorme de deux cent cinquante-quatre heures, avec une température de 9°,6. Cette

durée exagérée provient de ce que, pendant la période de temps qui m'a donné cette observation, le thermomètre est descendu deux jours de suite à 4 degrés et même 3°,5. Avec ces basses températures, tous les phénomènes d'évolution doivent subir un arrêt complet, et si elles se prolongeaient trop, elle entraîneraient bien certainement la mort des Infusoires. Cette observation a été faite dehors, au grand air, et par conséquent les Infusoires en expérience y ont passé par toutes les fluctuations diurnes de la température. Le chiffre de 9°,6 donne seulement la moyenne de ces variations.

Par des calculs de moyennes, appliqués aux chiffres de ce tableau, j'ai recherché la durée proportionnelle idéale de chacune des périodes et je l'ai trouvée égale à $\frac{1}{5,5}$ pour la première, $\frac{1}{1,5}$ pour la seconde et $\frac{1}{6,5}$ pour la troisième. Avec ces proportions, on peut, la durée d'une période étant connue, calculer celles des deux autres, avec la même température. En effet, j'ai recueilli dans mes notes une observation constatant qu'avec 22 degrés centigrades, une syzygie, du début à la disjonction, a duré onze heures. Je multiplie 11 par 5,5, et trouve 61 heures pour la durée totale, jusqu'à la première bipartition. Divisant 61 par 1,5 et par 6,5, nous avons 41 heures pour la seconde période, et neuf heures pour la troisième. On ne devra pas oublier que les chiffres ainsi obtenus n'ont qu'une exactitude approximative. Mais comme, dans certains cas, ils peuvent rendre service, j'ai pensé utile de donner la formule par laquelle on y arrive, et qui très probablement s'appliquera à la conjugaison de toutes les Oxytrichides.

J'ai institué, à plusieurs reprises, des cultures d'ex-conjuguées, en enregistrant les générations de leurs descendantes, afin de voir si la faculté fissipare était plus active au sortir de la conjugaison que chez les anciennement conjuguées. La longue culture, dont j'ai déjà parlé plusieurs fois et dont le journal intégral a été pu-

blié [1], a été inaugurée avec une ex-conjuguée, et les générations de ses descendantes ont été entretenues jusqu'à épuisement de leur cycle par dégénérescence sénile. En parcourant ce journal du commencement à la fin, nous voyons les générations suivre d'un bout à l'autre une marche uniforme. Tout à la veille de l'extinction finale, le 9 juillet, à la 312e génération, un individu se fissipare encore cinq fois dans les vingt-quatre heures. C'est le chiffre de bipartitions le plus élevé, que j'aie constaté pour cette espèce. La conjugaison ne détermine donc aucune suractivité dans la faculté de reproduction.

Revenant maintenant aux conjugaisons entre proches parentes affectées de dégénérescence sénile, je vais décrire le cours de ces phénomènes morbides et anormaux. Ils se manifestent sous deux aspects un peu différents, lesquels résultent du degré plus ou moins avancé de la dégénérescence. Nous les décrirons donc l'un après l'autre, en commençant par le degré le moins avancé.

J'ai appris à connaître ce premier degré dans une observation, dont je tiens à donner le détail complet. Le 1er juin, j'avais isolé une Stylonichie, prise au milieu de débris nouvellement apportés du dehors, et lui avais donné une abondante nourriture. Elle se multiplia rapidement, à raison de trois bipartitions par vingt-quatre heures, de sorte que, dès la fin du quatrième jour, elles se trouvèrent plusieurs centaines sur la préparation. Elles commencèrent alors à se rechercher, et, le cinquième jour, j'avais de nombreux couples. Le 5 juin, au matin, j'isolai, chacun à part, quatre de ces couples, et, le même jour, à six heures du soir, ils s'étaient disjoints. Le 6 juin, toutes les ex-conjuguées bien portantes laissaient voir au centre de leur corps la tache claire du nouveau nucleus, en voie d'accroissement. Le 7 juin, à sept heures du matin, je trouve tout mort sur trois préparations, bien que les autres petits Infusoires, habitant en même temps ces préparations, soient en bonne santé. Sur la qua-

[1] *Loc. cit.*, p. 197.

trième préparation, les deux ex-conjuguées sont encore vivantes, mais paraissent comme en voie d'étiolement. La tache nucléaire ne s'est plus accrue. Les nombreuses ex-conjuguées, non isolées de la préparation mère, ont toutes le même aspect. Enfin, le 8 juin, toutes périssent et disparaissent sans exception, tant sur la préparation isolée, que sur la préparation mère.

Le 4 juin, j'avais isolé avec nourriture une Stylonichie libre, prise sur la préparation précédente. Elle se multiplia également pendant les 5, 6 et 7; puis ses descendantes se conjuguèrent le 8 et disparurent en s'atrophiant les 9, 10 et 11.

Afin d'étudier complètement ces phénomènes morbides, je préparai et tuai, pour l'examen microscopique, un certain nombre de ces couples. Les premiers stades paraissent s'effectuer assez normalement, car je constatai sur mes préparations les phases A^1, A^3, B^2, C^2, F^5 et H; mais les éléments micronucléaires étaient encore plus ténus et plus grêles que d'habitude. Cet état d'affaiblissement des produits micronucléaires devient surtout sensible dès le début du stade H (fig. 14). Le nouveau corps nucléaire se développe bien sous sa forme habituelle, mais sa substance constituante n'est plus compacte, comme dans les conjugaisons fécondes. Dans celles-ci, elle est organisée en filaments disposés en peloton fortement tassé et enchevêtré. Ici, au contraire, elle semble à peine organisée et apparaît plutôt comme un amas de granulations peu serrées, noyées dans une masse liquide.

En outre, à l'état normal, après avoir été peu chromophile, elle finit, en se développant, par absorber avidement les teintures microchimiques. Ici, au contraire, elle perd de plus en plus l'affinité pour les teintures, et, lorsque le nouveau nucleus a atteint son plus grand développement, il ne se colore plus du tout (fig. 15). En cet état, le nucleus, sur les individus tués, se différencie à peine du cytoplasme ambiant et paraît être en voie de dissolution. Les nouveaux micronucleus, au contraire, sont bien constitués et bien colorés.

En résumé, il semble bien résulter de ces observations que les phénomènes anormaux, qui rendent ces conjugaisons infécondes, ne commencent à devenir sensibles que dans le stade de reconstitution nucléaire. Ces anomalies portent exclusivement sur le développement du nouveau nucleus, qui paraît impuissant à s'organiser et surtout à produire de la chromatine. Le nouveau nucleus étant ainsi arrêté dans son évolution, la bouche elle-même ne se reconstitue pas; l'Infusoire ne prend pas de nourriture, s'atrophie et meurt bientôt.

J'ai vu plusieurs fois, sur ces préparations de conjuguées entre proches parentes, des couples qui s'étaient soudés dans toute leur longueur, comme celui dessiné figure 16 et déjà arrivé au stade I^3. Tous les phénomènes évolutifs de la conjugaison se passaient dans ce cas comme dans les précédents. La disjonction seule faisait défaut, car tous ces couples monstrueux finirent par périr et disparaître, sans s'être désunis.

J'ai constaté à deux autres reprises distinctes, dans mes aquariums, des épidémies de conjugaisons stériles, semblables à celle que je viens de décrire et par conséquent effectuées, bien certainement aussi, entre proches parentes.

Quelle explication donner à ces conjugaisons avortées? On peut en proposer deux. Ou bien l'évolution fécondatrice suit d'un bout à l'autre son cours normal, avec échange et copulation de pronucleus. Mais la substance fondamentale de ces pronucleus, affaiblie et pour ainsi dire étiolée par un commencement de dégénérescence sénile, a perdu ses facultés régénératrices et n'aboutit qu'à un simulacre de réorganisation nucléaire. Ou bien l'échange des pronucleus n'a pas lieu et le nouveau corps nucléaire dérivant uniquement du pronucleus femelle, ne posséderait pas une énergie suffisante pour suivre son évolution jusqu'au bout, s'arrêtant dans son développement et empêchant ainsi la réorganisation des gamètes. Qu'un pronucleus femelle, non fécondé par la copulation avec un pronucleus mâle, puisse cependant encore continuer quelque temps à

évoluer, nous le démontrerons plus loin, en décrivant la conjugaison de l'*Euplotes patella.* Que l'une ou l'autre de ces explications soit exacte, la cause première de ces anomalies est toujours la dégénérescence sénile.

Dans le second degré de dégénérescence, l'atrophie micronucléaire plus avancée manifeste ses effets d'une façon encore plus apparente. Les débuts ne présentent extérieurement rien d'anormal. Les gamètes sont en apparence bien conformées et l'accouplement marche régulièrement. Les arcs vibratiles de la première mue et les nouveaux cirres rudimentaires apparaissent au moment voulu (fig. 18). Les anomalies ne deviennent visibles extérieurement qu'au moment de la disjonction. Les gamètes se séparent avec des formes irrégulières, dont les anomalies vont maintenant aller en s'accroissant (fig. 19). La nouvelle zone adorale qui, en se développant, aurait dû se porter à l'extrémité antérieure, avorte et se résorbe. Les nouveaux cirres disparaissent de même, les anciens se conservant et demeurant en place (fig. 20). Ces ex-conjuguées, ainsi mal conformées, sont à peu près inertes, et on les voit rester des heures, agitant seulement de temps à autre un de leurs appendices. Non pas qu'elles aient déjà perdu toute faculté de locomotion, puisqu'il suffit de les inquiéter, pour les voir entrer en mouvement et s'agiter; mais les besoins de déplacement n'existent plus chez elles. Leur corps prend peu à peu une forme raccourcie et sphérique, sur le pourtour de laquelle on distingue encore les cirres marginaux et latéro-abdominaux. Le corps cellulaire, bien que toujours vivant, n'a déjà plus le pouvoir de maintenir sa conformation spécifique, et se gonfle, en obéissant à une tension uniforme dans tous les sens. Un jour plus tard, apparaît dans le corps une vacuole, d'abord de faible dimension (fig. 21). Cette vacuole croît peu à peu, en gonflant et distendant le corps, qui se déforme et s'arrondit de plus en plus régulièrement. Après un laps de vingt-quatre nouvelles heures, cette vacuole, d'un diamètre plus que doublé, a si bien distendu le corps, qu'il n'est plus représenté que sous la forme d'une enveloppe un peu

épaisse (fig. 22). A sa surface, on aperçoit encore quelques cirres, chez lesquels il est devenu impossible de retrouver l'arrangement typique de l'espèce. Finalement la vacuole distend si bien ses parois de cytoplasme, que celles-ci, ne résistant plus à la tension, se déchirent, et toute la masse fond et disparaît par diffluence.

Quant au nucleus, il suit son évolution habituelle et se fragmente tantôt en trois, tantôt en quatre. Ces fragments persistent jusqu'aux derniers moments et, sur les individus gonflés par la grande vacuole interne, ils se montrent sous l'aspect de gros corpuscules pâles. En ce qui concerne le micronucleus, il peut se présenter deux cas : ou bien la dégénérescence sénile l'avait complètement fait disparaître avant l'accouplement, ou bien il n'existait plus que sous forme d'un unique corpuscule. Dans ce dernier cas, il arrive fréquemment qu'il ne réussit même pas à traverser le stade d'accroissement A et disparaît avant que le stade B ne soit commencé. D'autres fois, on peut encore le suivre pendant les stades A, B et C. Mais alors sa substance est peu dense et, sur les couples les mieux préparés, on ne le discerne qu'à grand'peine. A partir du stade D, il disparaît toujours et jamais, sur aucune des ex-conjuguées, je n'en ai vu la moindre trace.

En résumé, ces conjugaisons entre individus affectés de dégénérescence sénile constituent une expérience très importante pour nous faire comprendre le rôle fonctionnel du noyau dans la cellule. En ne se conjuguant pas, ces individus auraient pu continuer à croître et se multiplier pendant une série de générations plus ou moins longue, suivant le degré de dégénérescence auquel ils étaient arrivés. Leur nucleus était donc encore doué des facultés et de la puissance vitale nécessaires pour présider à cet accroissement végétatif. Mais, sous l'action de la conjugaison, il s'est fragmenté, puis désorganisé et un nouveau noyau de rajeunissement n'étant pas venu le remplacer, les ex-conjuguées se sont trouvées énucléées par avortement karyogamique. C'est évidemment par suite de cette énucléation qu'elles ne peuvent plus se réorganiser et reconstituer les organes

perdus pendant la conjugaison. Le cytoplasme, en effet, n'a éprouvé aucune modification essentielle dans sa structure intime. On peut donc en conclure que le noyau est l'organe qui préside à l'organisation spéciale de la cellule ; c'est lui qui lui imprime sa conformation particulière et dirige son développement dans le sens propre à son individualité spécifique. Sans lui, le cytoplasme, bien que toujours vivant, a perdu la faculté de se régénérer et de réparer ses pertes. Ceux de ses organes qu'une lésion quelconque a fait disparaître sont, dès lors, irrémédiablement perdus, et, lorsque l'organe disparu est essentiel à la conservation de la vie, celle-ci ne tarde pas à abandonner le corps cellulaire lui-même.

Oxytricha fallax. — Je n'ai étudié qu'un couple de cette espèce. Il était arrivé à la deuxième phase du stade H et se préparait à la disjonction (fig. 23). Au centre du corps, on distingue le nouveau corps nucléaire en voie d'accroissement et, dans son voisinage, les deux nouveaux micronucleus, ainsi que deux gros fragments de l'ancien nucleus, à un état de désorganisation avancée. La mue est très marquée déjà. Cette unique observation nous permet donc d'affirmer que l'évolution fécondatrice suit, chez cette espèce, une marche identique à celle décrite chez l'Onychodrome et la Stylonichie.

Il ne me reste plus qu'à faire l'historique des observations recueillies avant moi sur la conjugaison de la *Stylonichia pustulata.* Je profiterai de l'occasion pour résumer toutes les recherches antérieures se rattachant au groupe des Oxytrichides.

Ehrenberg paraît être le premier observateur qui ait vu des Oxytrichides à l'état de syzygie. On trouve, figurés dans son grand ouvrage, des couples de *Stylonichia pustulata, St. histrio* et *Oxytricha pellionella.*

Balbiani, dans son mémoire de 1861[1], étudie avec assez de soin le mode d'accouplement de la *Stylonichia mytilus* (pl. VIII, fig. 1, 2 et 3). D'après sa description, cette espèce prendrait, au début, une

[1] *Phénomènes sexuels,* etc., 1861, p. 69-72 et 102-106.

attitude assez différente de celle que nous avons décrite plus haut, chez l'Onychodrome et la *St. pustulata*. Mais, je dois dire que tout récemment (mai 1889), ayant eu occasion de suivre la formation d'une syzygie de *St. mytilus* dans tous ses détails, depuis le début jusqu'à la fin, je l'ai vue s'effectuer, en suivant une marche parfaitement identique avec ma description de la page 304. Balbiani décrit ensuite et figure exactement l'évolution du micronucleus pendant le stade A (fig. 6) et sa transformation en corpuscule fibreux au commencement du stade B (fig. 7 et 8). Enfin, il a encore observé le stade H^3 (fig. 4), mais a eu le tort de dessiner une bouche à l'individu représenté. Sa figure 13 répond au stade B^3 du *Kerona polyporum*.

Les observations de Stein, sur la conjugaison des Oxytrichides, sont contenues dans les volumes I et II de son grand ouvrage[1]. Dans le premier, on trouve d'assez bonnes figures extérieures de syzygies et d'ex-conjuguées de *Stylonichia mytilus* (pl. VII, fig. 5, stade A), de *Stylonichia pustulata* (pl. IX, fig. 6, 5 et 4, stade A; fig. 12, 11 et 13, stade H), de *Stylonichia histrio* (pl. IX, fig. 20, 21 et 22, stades E, F, G?, fig. 18, stade H), d'*Oxytricha pellionella* (pl. XI, fig. 17, stade A) et d'*Oxytricha affinis* (pl. XII, fig. 3). Le texte, utile à l'intelligence de ces figures, se trouve dans le second volume; car, lors de la publication du premier, Stein considérait encore ces accouplements comme des divisions longitudinales. Il a très bien décrit et saisi la signification de la première mue. Mais, le rôle et l'évolution du micronucleus demeurent incompris.

Engelmann s'est occupé à deux reprises différentes de la conjugaison des Oxytrichides [2]. Dans son premier travail, il nous donne d'excellentes figures des phénomènes externes chez la *Stylonichia pustulata* (pl. XXVIII, fig. 15 à 20, stades F, G, H). La première mue y est encore mieux étudiée que par Stein; mais les phénomènes internes sont peu ou mal connus. Il a également observé des couples

[1] *Der Organismus*, etc., t. I, 1853, et t. II, 1867, p. 70-72, 77-78 et 83-86.

[2] *Zeit. f. wiss. Zoologie*, t. XI, 1861, p. 353-359 et 364-366; *Morphologisches Jahrbuch*, t. I, 1876, p. 612-621.

de *Stylonichia mytilus*, de *Pleurotricha lanceolata* (pl. XXX, fig. 1, stade A et fig. 2, stade B), d'*Oxytricha pellionella*, *Oxytricha ferruginea* (pl. XXX, fig. 7, stade A ou B) et d'*Oxytricha parallela* (pl. XXX, fig. 6). Dans son second travail, non accompagné de figures, Engelmann s'est efforcé de suivre les phénomènes internes. Ses observations ont été faites sur des couples isolés et étudiés à l'état vivant. Aussi, malgré la profonde sagacité avec laquelle il interprète les faits constatés, n'arrive-t-il qu'à des conclusions vagues et indécises. Il ne réussit pas à déterminer exactement le sort de l'ancien nucleus et à reconnaître l'origine du nouveau. Des préparations bien fixées seules lui auraient permis de voir clair dans ces phénomènes délicats.

Stein [1] et Engelmann [2] ont observé chez *Stylonichia pustulata*, *St. mytilus* et *St. histrio*, des phénomènes de copulation, pendant lesquels les deux conjoints se soudaient l'un à l'autre dans toute leur longueur. Dans certains cas, cette copulation se terminait par la séparation des conjoints à la suite d'une mue, les deux individus reprenant immédiatement leur organisation normale (Stein) ; dans d'autres cas, la coalescence des deux conjoints était poussée jusqu'à fusion complète, les nucleus et micronucleus eux-mêmes se confondant. De cette fusion résultait un individu unique, organisé comme tous ses congénères et qui se mettait immédiatement à s'accroître et à se multiplier par division fissipare (Engelmann). Ces copulations n'ont évidemment aucun rapport avec la conjugaison karyogamique, à moins que celles observées par Stein ne se rattachent à des faits de dégénérescence sénile, semblables à celui que j'ai cité et figuré plus haut. Si Engelmann ne nous eût pas décrit les copulations observées par lui comme suivant au début une marche identique à celle de la conjugaison, on aurait peut-être pu les expliquer par des phénomènes de soudure tératologique. J'ai, en effet, recueilli de nombreux faits de soudures monstrueuses, dans

[1] *Der Organismus*, t. I, 1867, p. 70-71 et 78.

[2] *Zeit. f. wiss. Zoologie*, t. XI, 1861, p. 354, 357 et 359, pl. XXVIII, fig. 12-14, et pl. XXIX, fig. 4-6; *Morphologisches Jahrbuch*, t. I, 1876, p. 613.

lesquelles, non seulement les corps, mais les noyaux s'unissent et se confondent; je les publierai plus tard. Mais ces monstruosités étaient persistantes et résultaient de divisions fissipares irrégulières et incomplètes. Les observations d'Engelmann doivent donc demeurer sans explication pour le moment.

Avec Bütschli [1], nos connaissances sur les phénomènes internes de la conjugaison des Oxytrichides font un grand progrès. Ses observations ont porté uniquement sur les *Stylonichia mytilus* et *St. pustulata*. Il a vu le stade A et suivi assez exactement l'accroissement des micronucleus (pl. X, fig. 20-24, et pl. XII, fig. 1-4 et 10). Il distingue ensuite le stade B (pl. XII, fig. 11), et le stade C (pl. XII, fig. 12 et 13), mais de là passe sans transition au stade H (pl. XI, fig. 3-6, et pl. XII, fig. 14 et 16). Tout le développement de ce dernier stade est suivi avec une précision remarquable. D'après l'habile observateur, les fragments nucléaires seraient éliminés sous forme de fèces. Je doute de l'exactitude de cette observation ; car, tout récemment, j'ai pu suivre, avec la certitude la plus complète, la disparition par résorption, comme chez l'Onychodrome et chez la *St. pustulata*. La reconstitution de la bouche (pl. XII, fig. 18) et le retour à l'organisation normale ont été également observés. Bütschli n'a pas vu la fragmentation du nucleus chez la *Stylonichia pustulata*. Cela me surprend beaucoup, car elle ne manque jamais de se produire, dès le début du stade B.

Balbiani est revenu en 1882 [2] sur la conjugaison de la *Stylonichia mytilus*, sans apporter une seule observation nouvelle utile au progrès de nos connaissances ; mais, en revanche, en émettant des assertions complètement inexactes sur les nombres possibles et le développement des micronucleus, pendant la conjugaison de cette espèce. Je crois pouvoir affirmer qu'elle ne s'accouple jamais avec cinq à huit micronucleus. La maturité karyogamique doit être accompagnée, ici, d'une réduction du nombre de ces organes, semblable

[1] *Studien*, etc., 1876, p. 112-121.

[2] *Journal de micrographie*, t. VI, 1882, p. 117 et 156.

à celle que nous avons constatée chez la *Stylonichia pustulata*. Le nombre deux est très probablement le plus fréquent, et si l'on rencontre quelquefois des gamètes avec trois à quatre micronucleus, elles sont toujours assez rares. Les corpuscules micronucléaires, retrouvés par Balbiani, modifiés légèrement ou simplement un peu tuméfiés, ne pouvaient être autre chose que des corpuscules de rebut, à des degrés de régression plus ou moins avancés. Les micronucleus en voie de division, s'arrêtant sans achever leur mitose, sont une pure illusion.

XV. EUPLOTES PATELLA, EUPLOTES CHARON.

Pl. XIX-XXI, fig. 1-48.

L'*Euplotes patella*, qui m'a servi à cette étude, est la variété *eurystomus*[1], de Wrzesniowski. Très commune ici, en Algérie, j'ai pu m'en procurer en grand nombre, en garnissant de petits aquariums avec des débris végétaux, pris dans des eaux stagnantes. Lorsque mes aquariums semblaient s'épuiser et que les Euplotes y devenaient un peu rares, j'y ajoutais quelques fragments de mie de pain et, quelques jours plus tard, j'obtenais de nouveau une abondante multiplication. Pendant six semaines, j'ai entretenu ainsi une riche culture, dans laquelle j'ai puisé tous mes sujets d'observation.

Mais, pendant ces six semaines, je n'ai pas trouvé un seul couple, tiré directement de cette culture en aquarium. Les Euplotes y étant toujours pourvues d'une abondante nourriture, ne s'y sont pas conjuguées. Tous les couples étudiés par moi ont été obtenus sur des préparations placées en chambre humide. Tous les jours, je faisais quelques-unes de ces préparations, en y déposant un assez grand nombre d'Euplotes. Celles-ci avaient bientôt fait d'épuiser les

[1] *Archives de zoologie*, t. VI, 1888, p. 227. — A la synonymie proposée à ce renvoi, on devra ajouter l'*Himantophorus Charon* d'Ehrenberg qui, j'en ai la conviction, est toujours la même variété d'Euplote.

aliments disponibles dans cet espace confiné, et alors elles se recherchaient et s'unissaient. J'ai eu ainsi des centaines de couples.

Les préparations pour l'étude microscopique ont été fixées avec le sublimé à 1 pour 100, colorées au picrocarmin, puis lavées et éclaircies dans la glycérine. J'en ai inclus quelques-unes dans le baume du Canada; mais il donne une trop grande transparence aux éléments micronucléaires qui, à certains stades, deviennent impossibles à distinguer dans ce milieu.

J'ai pu constater pour cette espèce, comme nous l'avons déjà fait pour plusieurs autres, l'influence des heures de la journée. Presque tous les couples se sont unis aux premières heures du jour. Les couples formés dans l'après-midi ont été fort rares.

La période de syzygie varie avec la température. Je l'ai vue durer douze heures avec 24 degrés, quinze heures avec 22 degrés et vingt heures avec 20 degrés. La disjonction s'effectue rapidement après l'échange des pronucleus, et on trouve fréquemment des ex-conjuguées complètement libres, dès les premières phases du stade F. Elle est toujours achevée avant la fin de ce stade.

Cette facilité, cette promptitude à se désunir proviennent de ce que les Euplotes ne se soudent pas entre elles aussi complètement que les Oxytrichides. Les parties en coalescence sont toujours peu étendues et la coalescence elle-même assez superficielle. Cette différence avec les Oxytrichides s'explique par le mode différent suivant lequel se fait l'échange des pronucleus mâles. Chez les Oxytrichides, ils cheminent et s'échangent, en traversant les parties des corps soudées entre elles. Ici, au contraire, comme nous le verrons plus loin, ils sortent du corps de leur générateur par une ouverture particulière et pénètrent dans celui de leur nouvel hôte par un orifice spécial, après un petit parcours libre entre ces deux points. Dans ces conditions, il n'est pas utile que les corps des deux gamètes contractent de larges et profondes coalescences.

Lorsque les Euplotes se recherchent, elles s'affrontent par leurs extrémités antérieures et on peut les voir souvent, ainsi rapprochées,

se toucher et se palper avec leurs cirres antérieurs, pendant assez longtemps, avant de s'unir définitivement. Lorsque cette union s'effectue, elles se renversent l'une sur le dos, l'autre sur le ventre et se juxtaposent ainsi par leurs moitiés gauches (fig. 9 *e*), péristome contre péristome.

J'ai mesuré des gamètes avec des longueurs variant depuis 125 jusqu'à 210 μ. Cette dernière longueur étant la taille maximum à laquelle l'*Euplotes patella* atteigne, il en résulte que la conjugaison s'effectue sans réduction préalable dans les dimensions du corps des gamètes.

Le micronucleus est toujours, sans aucune exception, représenté par un corpuscule unique qui, à l'état de repos (fig. 1 *e*), est très petit. De forme sphérique, il mesure à peine 3 μ. Sa substance est compacte et d'aspect homogène. Elle se colore bien par les teintures microchimiques. Je crois avoir distingué une membrane périphérique; mais, elle est si fine et si délicate, que souvent on hésite pour savoir si elle existe réellement ou non.

J'ai reproduit, à un fort grossissement, les diverses formes évolutives du micronucleus, caractérisant les cinq phases de chaque stade de division. Les figures 2 *e* et 3 *e* représentent la première phase (*spirem*); la figure 4 *e*, la seconde phase (*aster*); la figure 5 *e*, la troisième phase. Cette dernière figure, par le fait, devrait plutôt être classée dans la quatrième phase, répondant au diaster; mais comme je n'ai pas vu une seule fois un micronucleus à l'état de vraie métakinèse, j'ai adopté cette forme pour caractériser la troisième phase. La quatrième (*diaster*) est représentée par la figure 6 *e* et la cinquième (*dispirem*), par les figures 7 *e* et 8 *e*. Avec ces deux dernières figures, on voit clairement comment le tube connectif s'étrangle et s'isole des deux noyaux filles, pour disparaître ensuite par résorption.

Chez les Euplotes, le début de la conjugaison n'est pas marqué par un accroissement du micronucleus, comme nous l'avons vu chez toutes les espèces étudiées jusqu'ici. Cet organe entre immédiatement en division (fig. 9 *e*) et donne ainsi naissance à deux

petits corpuscules (fig. 10 *e*), d'un diamètre de 4 μ. Ces deux corpuscules ont la structure ordinaire de la phase spirem (fig. 12 *a*) ; mais, au lieu d'évoluer immédiatement dans le sens d'une nouvelle mitose, ils conservent cette structure et s'accroissent considérablement de volume, puisque finalement ils arrivent à atteindre un diamètre de 10 μ (fig. 12 et 12 *b*), c'est-à-dire que leur volume est devenu seize fois plus grand. A la fin de cet accroissement, on distingue toujours dans leur substance, avec une position plus ou moins excentrique, un petit nucléole très nettement différencié. Cette phase, comme le stade d'accroissement des espèces précédentes, est toujours relativement très longue. Aussi, sur les préparations, trouve-t-on de nombreux couples, avec ces deux micronucleus à un état de développement plus ou moins avancé. Le stade A, chez les Euplotes, est donc représenté par une division, suivie d'un accroissement des deux produits de cette division. Bien que la forme de cet accroissement soit assez différente de celles étudiées jusqu'ici, elle n'en aboutit pas moins au même résultat, qui est d'augmenter considérablement la substance micronucléaire. Quant à la division préalable du micronucleus, nous verrons plus loin qu'elle se produit également chez la microgamète des Vorticellides, et que, par conséquent, elle ne constitue pas un phénomène anormal et isolé.

Après cet accroissement, l'évolution micronucléaire se poursuit comme chez une espèce pourvue au début de deux micronucleus. En effet, pendant le stade B (fig. 13), les deux corpuscules accrus se divisent en quatre et en huit, pendant le stade C (fig. 14 et 15). De ces huit corpuscules, six s'arrêtent ici, se ratatinent et se transforment en corpuscules de rebut, destinés à disparaître par résorption (fig. 16). Cette résorption dure quelque temps, et on retrouve encore trace des corpuscules de rebut, jusque pendant le stade F (fig. 17-22). Les deux autres, au contraire, continuent à évoluer et entrent dans une nouvelle mitose, correspondant au stade D (fig. 17). De ces deux corpuscules persistants, un appartient

toujours au groupe antérieur, l'autre au groupe postérieur, formés par l'allongement des tubes connectifs, à la fin du stade C.

La mitose du stade D donne naissance à quatre nouveaux corpuscules, dont deux se ratatinent et disparaissent avec les corpuscules de rebut. Les deux survivants représentent le pronucleus mâle et le pronucleus femelle. Ils s'accroissent un peu et prennent la structure d'apparence granuleuse correspondant à la phase spirem (fig. 18). J'ai essayé de déterminer l'origine de ces deux pronucleus par rapport aux deux corpuscules mères du stade D, mais sans y réussir, avec les préparations dont je disposais. La seule chose que j'aie constaté sûrement, c'est que l'un est toujours d'origine antérieure et l'autre d'origine postérieure. Mais dérivent-ils d'un seul et même corpuscule mère, ou bien chacun des deux corpuscules primitifs donne-t-il naissance à l'un d'eux? C'est ce que je n'ai pas réussi à voir. Je penche cependant, par analogie avec ce qui a lieu à la fin du stade G, pour la première alternative, et je pense que le corpuscule antérieur de la mitose D est le seul continuateur de l'évolution, l'autre ne se divisant que par une simple superfétation, sans importance.

D'ailleurs, tout me fait croire qu'ici encore, comme chez les espèces antérieures, c'est le hasard de la position qui décide du sort et de l'avenir des corpuscules. Je n'ai, en effet, jamais constaté chez aucun d'eux la moindre différence de structure, de forme et de volume, pouvant servir d'indice sur des différences dans leur valeur morphologique et physiologique. Au moment de leur formation, ils sont bien certainement parfaitement équivalents entre eux. Ce n'est que plus tard que les uns reçoivent du milieu ambiant l'impulsion qui les pousse en avant, tandis que les autres sont arrêtés, puis résorbés. Ici, le micronucleus et ses produits sont confinés dans un espace si limité, qu'il est assez difficile de dire quel point jouit de cette propriété déterminante, dans l'élection du corpuscule persistant. Je crois, cependant, qu'on doit le rechercher vers l'endroit où le pronucleus mâle trouvera son issue, à son départ pour le mou-

vement d'échange; c'est-à-dire dans l'angle antérieur gauche de la gamète. C'est donc, suivant moi, un des quatre corpuscules placés dans cet angle, à la fin du stade C qui, par sa position particulière, se trouve prédestiné à servir de générateur aux deux pronucleus.

A la fin du stade D, le pronucleus mâle est toujours situé en avant et le pronucleus femelle en arrière. Ici l'influence déterminante de la position ressort d'elle-même. Les deux pronucleus ne montrent aucune différence extérieure entre eux. Ce sont de petits corpuscules d'apparence granuleuse et légèrement colorés par les teintures. Leur forme est sphérique, ou un peu ovoïde.

Le pronucleus mâle, logé dans l'angle gauche antérieur de la gamète, se rapproche du sommet de cet angle et là se fraye une issue au dehors, par laquelle il s'étire, en entraînant avec lui une assez forte masse de plasma (fig. 19 et 19 *a*). Une fois hors de sa gamète mère, il chemine en arrière et rencontre, dans la face ventrale de la gamète opposée, un orifice de formation récente[1], dont nous décrirons plus loin la genèse. Il s'enfonce, avec sa masse plasmique, dans cet orifice et pénètre ainsi dans le corps de son nouvel hôte (fig. 19 *b*). Tel est le chemin que suit le pronucleus mâle dans sa migration. Suivant moi, la masse plasmique, qui accompagne et enveloppe le pronucleus, est l'agent moteur dans ce mouvement. Elle doit jouer un rôle d'entraînement, semblable à un pseudopode qui sortirait, en s'allongeant, de la première issue, et irait pénétrer dans l'orifice opposé, en entraînant avec lui le pronucleus mâle. D'ailleurs, cette communication pseudopodique, entre l'orifice de sortie et celui de pénétration, peut être établie même assez longtemps, avant qu'elle n'entre en jeu comme véhicule du pronucleus. J'ai, en effet, observé deux couples qui n'étaient encore arrivés qu'en D^2, et dans l'orifice de pénétration desquels on voyait déjà un cordon plasmique.

[1] Butschli (*Protozoa*, p. 1611), ne connaissant que mes notes préliminaires, a cru devoir contester l'existence de cet orifice particulier. J'espère que les détails descriptifs, contenus ici et plus bas, le convaincront de sa réalité.

Pour moi, cette masse plasmique accessoire n'a et ne peut avoir d'autre signification que son rôle de véhicule pour le pronucleus. J'insiste tout particulièrement sur cette manière d'envisager la chose, afin qu'on n'aille pas la considérer comme un élément nécessaire et important de la fécondation. Les pronucleus seuls jouent ce rôle essentiel; tout le reste n'a qu'une signification secondaire, destinée à les aider à accomplir leur œuvre.

Le chemin parcouru par les pronucleus mâles, chez les Euplotes, quelque bizarre qu'il paraisse, est cependant le plus simple et probablement le seul possible, étant donnée l'organisation externe de ces Infusoires. En effet, avec leur tégument durci et consolidé en cuirasse rigide, le passage des pronucleus, à leur sortie et à leur entrée, ne pouvait s'effectuer que par des points spécialement préparés. Le point de sortie, à l'angle antérieur gauche, par suite de la résorption des membranelles fronto-buccales, qui l'occupaient d'abord, devait offrir une issue facile. Quant à l'orifice de pénétration, il se trouve nécessairement préformé par le mode de développement du futur arc vibratile frontal, comme nous allons le voir plus loin. L'obstacle, présenté par l'état rigide du tégument à la sortie et à l'échange des pronucleus, est donc tourné et évité très simplement.

Le pronucleus mâle, dès qu'il a traversé l'orifice de pénétration, ne tarde pas à rencontrer le pronucleus femelle. Celui-ci, en effet, dès sa première apparition, se trouve placé au voisinage de cet orifice (fig. 17-20) et y demeure immobile. Sur aucune de mes préparations, je n'ai observé le contact et la copulation des pronucleus; mais, à plusieurs reprises, j'ai vu des individus avec un gros corpuscule unique, résultant évidemment de la fusion des deux pronucleus (fig. 20 le conjoint de gauche et fig. 21). Ce nouveau nucleus de copulation avait l'apparence granuleuse (fig. 20 *a*) de l'état pelotonné. La copulation et la fusion des pronucleus s'effectue donc à cette première phase de la mitose du futur stade F.

La disjonction, comme nous l'avons déjà dit, a lieu presque immédiatement après la copulation pronucléaire et, pendant toutes les

phases du stade F, on trouve des gamètes libres et isolées (fig. 22). Pendant le stade F, le nouveau nucleus de copulation se divise en deux (fig. 23) et en quatre pendant le stade G (fig. 24).

Dès avant la fin de cette seconde division et lorsque les quatre petits noyaux, qui en résultent, sont encore reliés deux à deux par les tubes connectifs (fig. 24), on peut distinguer ceux d'entre eux destinés à se transformer en nucleus et micronucleus définitifs. En effet, on constate qu'une des deux figures, formées par la réunion de ces petits nucleus et de leur tube connectif, est toujours placée un peu en avant de l'autre et que ses deux corpuscules tendent à s'accroître, tandis que ceux de l'autre, au contraire, se flétrissent et se ratatinent. Plus tard, lorsque les tubes connectifs ont disparu laissant les quatre petits noyaux libres, ceux-ci conservent leurs positions respectives (fig. 25) et on voit alors, d'avant en arrière, un premier noyau d'aspect finement granuleux, puis un petit corpuscule ratatiné, d'aspect compact, ensuite un second noyau semblable au premier et, enfin, un second et dernier corpuscule ratatiné. Des deux noyaux, le second est le futur micronucleus définitif, qui se trouve dès maintenant complètement constitué; le premier représente le futur macronucleus définitif qui, lui, au contraire, va se développer et s'accroître rapidement. Les deux corpuscules ratatinés et en voie de régression se résorberont et disparaîtront, sans laisser de trace. De cette observation, il résulte que, dès la première mitose du noyau de copulation ou division du stade F, les nouveaux macronucleus et micronucleus sont déjà virtuellement distincts, et contenus dans le corpuscule antérieur de cette division. J'ai constaté cette disposition, sans aucune exception, sur toutes les ex-conjuguées, observées à cette phase. Il est de toute évidence que c'est la position qui a joué le rôle déterminant sur l'avenir des deux petits noyaux issus de la division F. Si, en effet, on les examine à la fin de cette mitose (fig. 23), il est impossible de trouver la moindre différence de volume, de forme ou de structure entre eux. Plus tard, à la fin du stade G, c'est encore la position qui décide que le corpus-

cule antérieur continuera à s'accroître et deviendra un macronucleus, tandis que le corpuscule postérieur s'arrêtera à l'état de micronucleus. Nous retrouvons donc toujours et parfaitement constante cette influence de la position.

Le nouveau macronucleus, tout à son début, lorsqu'il vient de se détacher de son tube connectif, est représenté par un petit corpuscule sphérique, d'apparence granuleuse, d'un diamètre environ de 5 μ (fig. 25). A ce moment, nous nous trouvons environ trois heures à trois heures et demie après la disjonction, la température étant de 20 degrés. Le macronucleus ne tarde pas à rétrograder de sa position en avant et vient rejoindre le micronucleus (fig. 26). En même temps, il s'accroît rapidement et atteint des diamètres de 8 μ (fig. 26), 10 μ (fig. 27) et 12 μ (fig. 28). J'ai vu cette dernière dimension environ deux heures après le point de départ et cinq heures après la disjonction. En cet état, il se colore d'une façon plus ou moins diffuse par les teintures microchimiques. Plus tard, continuant à s'accroître, il arrive à mesurer jusqu'à 36 μ (fig. 29) et alors se colore peu, ou pas du tout. Son aspect à ce moment, chez les ex-conjuguées à l'état vivant, est celui d'une large tache claire, ressemblant à une vacuole. En outre, on le trouve passé de gauche à droite dans le corps. Il est alors arrivé à la fin de sa période d'accroissement et prêt à effectuer la dernière évolution, qui lui fera prendre la forme et la structure normales. J'ai vu arriver ce moment cinquante-trois heures après la disjonction, par une température de 24 degrés; soixante-quinze heures, par 22 degrés, et quatre-vingt-cinq heures par 20 degrés. C'est également le moment où les ex-conjuguées reconstituent leur bouche et recommencent à prendre de la nourriture.

Le macronucleus qui, avant cette dernière évolution, avait toujours conservé la forme sphérique, s'allonge maintenant peu à peu, en deux sens opposés (fig. 30 et 31) et prend la forme rubanaire caractéristique du genre. Pendant cet allongement, sa substance apparaît peu dense et spongieuse; mais elle ne tarde pas à se con-

denser, en prenant sa structure normale et définitive. En même temps, elle redevient très colorable. L'évolution du macronucleus est alors complète et le micronucleus va occuper sa position normale, en avant à gauche.

Les ex-conjuguées ont repris dès ce moment la forme et l'organisation typique de l'espèce. Leur taille seule s'est un peu réduite et elles ne mesurent plus que de 150 à 160 μ. Mais, comme elles recommencent à manger avidement, elles ne tardent pas à s'accroître et à se préparer à leur première bipartition post-syzygienne, que j'ai vue arriver trente-deux heures plus tard avec une température de 24 degrés, trente-quatre heures avec 22 degrés et jusqu'à cinquante-six heures avec 20 degrés. Dans ce dernier cas, il a dû y avoir une cause particulière de retard, qui m'aura échappé.

Je résume ici en un tableau, comme pour les espèces précédentes, mes observations sur l'influence de la température. Toute l'évolution fécondatrice est divisée en trois grandes périodes : 1° du début à la disjonction ; 2° de la disjonction à la reconstitution de la bouche ; 3° de la reconstitution de la bouche à la première bipartition.

	1re période.	2e période.	3e période.	Totaux.
20 degrés...........	20 heures.	85 heures.	56 heures.	161 heures.
22 degrés..	15 —	75 —	34 —	124 —
24 degrés...........	12 —	53 —	32 —	102 —

L'influence accélératrice de la température apparaît nettement.

Que devient l'ancien macronucleus ? Il s'étrangle et se divise en fragments. Cette fragmentation peut commencer plus ou moins tôt et, dès le stade C, on observe déjà quelquefois un étranglement dans sa région médiane (fig. 14). Pendant les stades suivants, cette fragmentation s'accuse de plus en plus. Le nombre des fragments peut varier de quatre à six (fig. 22-28). Cette fragmentation s'opère toujours par simple étranglement, sans aucune différenciation ni modification d'aucune sorte dans la substance du macronucleus.

Le sort final de ces fragments varie suivant deux cas distincts. Lorsque les ex-conjuguées sont bien nourries et que la première

bipartition arrive dans le délai le plus court possible, la plupart d'entre eux se désorganisent et disparaissent par résorption. Dans cette désorganisation, leur substance perd sa structure d'apparence finement granuleuse, se condense, devient compacte, et, colorée par les teintures, ressemble à une goutte liquide épaisse et homogène, fortement teintée. En cet état de régression, ils sont déjà morts. On peut observer des ex-conjuguées, bien nourries pendant leur troisième période, chez lesquelles ces masses nucléaires amorphes existent encore plus ou moins volumineuses et persistent même quelquefois jusqu'au moment (fig. 34) et après la première bipartition.

Mais ces processus de régression n'attaquent pas toujours tous les fragments, surtout chez les ex-conjuguées mal nourries. Dans ce second cas, ces fragments conservent intacte leur structure normale et, lorsque le nouveau nucleus s'allonge, en prenant la forme typique de l'espèce, eux-mêmes s'allongent également en rubans qui, tantôt demeurent indépendants (fig. 32), tantôt se soudent avec le nouveau macronucleus (fig. 33) et, réunis ainsi, constituent un macronucleus unique, de forme et de dimensions monstrueuses. Ces monstruosités se régularisent seulement au moment de la première bipartition, par la condensation et la fusion qui s'opèrent dans toutes les parties du nucleus (fig. 34), réunies en une masse unique centrale. Je ne crois pas qu'il arrive jamais que tous les fragments survivent et se réincorporent au nouveau nucleus. Mais, d'après l'examen de quelques ex-conjuguées, à nucleus monstrueux, et ramifié, j'ai la certitude qu'au moins trois fragments peuvent persister dans certains cas. Cette persistance des fragments de l'ancien noyau n'a rien de surprenant, puisque nous avons déjà fait des observations analogues chez d'autres espèces.

Il nous faut encore revenir une fois en arrière, pour suivre les modifications qu'éprouve l'appareil ciliaire pendant la conjugaison. Cet appareil est assez bien connu sans que j'aie besoin d'en donner une description détaillée. Il me suffira de rappeler qu'il se com-

pose d'une large et puissante zone adorale, de neuf cirres latéraux, cinq cirres transversaux et quatre cirres marginaux, ces derniers insérés sur le bord de la région postérieure.

La première modification consiste dans la destruction de toute la portion de la zone adorale, que j'appellerai buccale. Toutes les membranelles de cette zone, depuis l'angle gauche antérieur du corps jusqu'à la bouche, éprouvent une désorganisation complète. Elles sont entraînées à l'intérieur du corps par lambeaux (fig. 11 *e*) plus ou moins volumineux, et là, y disparaissent peu à peu par résorption. Cette désorganisation commence et s'achève pendant la longue phase d'accroissement micronucléaire du stade A. Mais on peut encore retrouver, dans le cytoplasme, des fragments de membranelles juqu'au stade D (fig. 16). La bouche elle-même et la rangée de cils prébuccaux qui l'accompagne, subissent le même sort. Après cette œuvre de destruction achevée, il ne reste plus de la zone adorale que la portion antérieure, ou frontale (fig. 12 et suiv.). Celle-ci persiste encore longtemps.

En même temps que cette destruction s'effectue, on voit, à peu près au centre de la face ventrale de chaque gamète, se creuser une ouverture, qui perfore le tégument, sous la forme d'un orifice étroit et oblong (fig. 11 *e*). Le pourtour de cet orifice apparaît, tout d'abord, vaguement strié, à stries convergentes vers le centre. Cette nouvelle production représente, à l'état rudimentaire, l'ouverture de pénétration du pronucleus mâle ; et les stries périphériques, les premiers rudiments d'une nouvelle zone adorale. Ces membranelles rudimentaires ne naissent pas à la surface externe du tégument, mais sur le plancher d'une fossette, qui se creuse à cet effet au-dessous de lui. Le tégument s'ouvre seulement par un mince orifice, au-dessus de cette petite chambre. Ce mode endogène de développement des membranelles adorales est constant chez l'*Euplotes patella*, aussi bien dans le cas actuel, que lors de la formation de la zone adorale du rejeton postérieur dans la division fissipare ordinaire. L'orifice de pénétration du pronucleus mâle n'est donc point une création

nouvelle, spécialement affectée à la fécondation. C'est, au contraire, une disposition particulière à la division fissipare et qui est utilisée dans la conjugaison, pour éviter la perforation du tégument rigide. Remarquons encore, que ce développement endogène de la zone adorale, au-dessous du tégument, nous explique la facilité avec laquelle le pronucleus mâle, au début de sa migration, se fraye une issue de sortie, à travers l'emplacement des membranelles détruites. La paroi du corps ne peut, en effet, lui présenter que peu de résistance en ce point, et peut-être même, est-ce à la suite du processus de résorption des membranelles, que le plasma de cette région a acquis la propriété de pouvoir se transformer en un pseudopode convoyeur du pronucleus.

Suivons maintenant le développement de cette nouvelle zone de membranelles vibratiles. La petite bande striée périphérique ne forme pas un cercle continu, mais ressemble plutôt à un fer à cheval, avec l'ouverture dirigée en avant et à droite (fig. 11*e*, 12 et 13). Plus tard, vers le stade D, le fer à cheval se redresse, et la bande striée affecte maintenant la forme d'un arc très peu courbé (fig. 14). L'orifice se trouve un peu déplacé et rejeté à l'extrémité postérieure, sur le côté droit. Dès ce moment, les petites membranelles sont bien différenciées, et on peut les voir osciller doucement sur leur base d'insertion. Elles sont toujours recouvertes par une lame tégumentaire et en communication avec l'extérieur seulement par le petit orifice, long et étroit. Cet état dure, sans modifications bien apparentes (fig. 15-19), jusqu'au moment de l'échange des pronucleus. Alors l'orifice s'élargit un peu (fig. 20-22). Après la disjonction, la bande vibratile, qui jusque-là avait conservé une position parallèle à l'axe longitudinal du corps, tend de plus en plus à se placer en travers (fig. 22-24). En même temps, la lame de tégument, faisant toit, se résorbe et disparaît. Les membranelles se trouvent donc libres. Elles se développent peu à peu, en s'écartant et allongeant ainsi leur zone. Pendant ce développement, toute la zone est entraînée graduellement en avant (fig. 25-27); simultanément, l'an-

cienne bande des membranelles frontales tend à s'effacer et à disparaître. Ces membranelles rentrent dans le corps, où elles sont résorbées, comme précédemment celles de la portion buccale. Lorsqu'elles ont complètement cédé la place à la nouvelle zone, celle-ci vient occuper toute la portion antérieure du corps, qui se trouve ainsi pourvu d'une zone frontale de nouvelle origine (fig. 28 et 29). De la bouche et des membranelles buccales, il n'existe encore rien. Avant de passer à leur reconstitution, il nous faut décrire la mue des cirres.

Ce n'est qu'au stade C qu'on voit apparaître les premiers rudiments des nouveaux cirres (fig. 14 et 15). Ils se développent vers le milieu de l'aire latérale. Tout d'abord, on n'en distingue que trois petits isolés et sortant chacun d'un point d'émergence distinct. A ces points d'émergence, le tégument s'entr'ouvre pour les laisser passer. Un peu plus tard, pendant le stade D (fig. 16 et 17), les points d'émergence sont au nombre de cinq, rangés transversalement côte à côte. Des deux premiers, à droite, sortent deux cirres rudimentaires, et des trois autres, trois cirres rudimentaires; total, treize nouveaux cirres. Ils sont destinés à remplacer les anciens cirres latéraux et transversaux, dont le total (neuf cirres latéraux et cinq cirres transversaux) est de quatorze. Nous verrons plus loin comment se complète ce chiffre de quatorze. Ces petits cirres s'accroissent peu à peu, et, dès le stade F, on voit s'effectuer le départ entre les cirres transversaux et les cirres latéraux, les premiers reculant en arrière et les seconds s'avançant vers la région antérieure (fig. 21-23). Simultanément avec leur accroissement, commence et se continue graduellement la résorption des anciens cirres. Ainsi le dernier cirre latéral de gauche disparaît dès le stade E (fig. 18-20). Son voisin le suit bientôt, pendant le stade G (fig. 24). A mesure que les nouveaux cirres latéraux remontent en avant, leurs prédécesseurs disparaissent les uns après les autres, d'arrière en avant, pour leur faire place. Ce double mouvement, de résorption d'une part, d'accroissement de l'autre, se continue encore pendant les deux premières

phases du stade H (fig. 25-28), où l'on voit les nouveaux cirres venir occuper peu à peu leur position définitive. Les derniers survivants de l'ancien appareil ciliaire sont deux cirres transversaux, que l'on voit persister encore assez longtemps, pendant le stade H (fig. 28). Des cirres marginaux, les deux de droite, à extrémité fimbriée, seulement disparaissent. Ils sont remplacés par leurs deux congénères de gauche, qui s'éloignent peu à peu de leur ancienne position, pour venir occuper la leur. Eux-mêmes sont renouvelés par deux cirres de nouvelle création, qui apparaissent un peu en avant sur le côté gauche, et, dans leur développement, descendent graduellement en arrière (fig. 22-28). En cet état (fig. 29), l'appareil ciliaire de nouvelle formation, caractérisant la période inerte de reconstitution du noyau, est au complet. Mais il lui manque encore la bouche, les membranelles buccales et un des cirres latéraux antérieurs, pour répondre au type normal de l'espèce.

Ces parties complémentaires apparaissent et se développent simultanément avec la dernière évolution du nouveau noyau, pendant laquelle lui-même reprend sa forme normale. On voit d'abord se creuser la bouche, sous la forme d'une fossette, et, à côté d'elle, une zone de membranelles rudimentaires (fig. 30). L'une et l'autre s'accroissent (fig. 31), et finalement la nouvelle zone de membranelles buccales va rejoindre et se relier à la zone de membranelles frontales précédemment formée. Le côté droit de la bouche se complète en même temps, et tout cet appareil péristomique, entrant en fonction immédiatement, dirige vers la bouche un vigoureux tourbillon alimentaire. Le neuvième cirre latéral se développe à côté et en arrière du cirre latéral situé le plus en avant et à gauche. Je ne suis pas certain s'il est de création nouvelle, ou simplement un dédoublement de son congénère, près duquel on le voit d'abord très rapproché (fig. 31). Dès lors, le type normal se trouve entièrement reconstitué, et les ex-conjuguées s'accroissent rapidement en prenant de la nourriture.

Chez les Euplotes, il n'existe donc qu'une seule mue de l'appareil

ciliaire et non pas deux, comme chez les Oxytrichides. La seconde mue, qui accompagne la reconstitution de la bouche chez ces dernières, manque chez les premières. C'est encore une nouvelle preuve que ces mues ne sont que des phénomènes accessoires dans la conjugaison et se rattachent à des dispositions particulières dans la structure de l'appareil ciliaire de ces espèces.

Chez les Euplotes, comme chez les Oxytrichides, l'état normal se trouve rétabli sans le concours d'une première bipartition fissipare. Celle-ci s'effectue donc comme toutes les autres et n'offre rien de particulier à signaler dans ses phénomènes morphologiques. Elle exige simplement, comme nous l'avons vu plus haut, un temps d'accroissement végétatif antérieur beaucoup plus long. Dans les durées que nous avons fait connaître, et avec les températures consignées, des Euplotes ordinaires se seraient fissiparées au moins deux fois.

J'ai cultivé jusqu'à la vingtième génération une ex-conjuguée et ses descendantes. Il ne s'est montré, dans la marche de ses générations, aucune différence avec celle des générations d'Euplotes anciennement conjuguées. La conjugaison ne détermine donc aucune suractivité dans l'accroissement végétatif et la division fissipare.

A l'époque, où je fis l'étude de la conjugaison de cette espèce, je ne connaissais encore ni les processus de la dégénérescence sénile, ni même son existence. Je consignai cependant dans mes notes un certain nombre de faits anormaux et d'avortements, qu'à ce moment j'expliquais par des arrêts de développements tératologiques. Mais plus tard, lorsque j'eus appris à bien connaître les effets de la sénescence, mes observations s'éclairèrent d'un jour tout nouveau.

Ainsi que je l'ai dit au début de ce chapitre, tous les couples étudiés par moi furent puisés dans un seul petit aquarium et successivement pendant six semaines durant. Pendant les quatre premières semaines, toutes les conjugaisons suivirent un cours normal. Mais, pendant les deux dernières, je rencontrai fréquemment des couples, dans lesquels un, où les deux conjoints n'avaient point formé d'ori-

fice de pénétration et de nouvelle zone adorale (fig. 35 et 36). Il est de toute évidence que, dans ces conditions, le pronucleus mâle n'avait pu pénétrer et que, par conséquent, la fécondation n'avait pas eu lieu. Ce défaut de fécondation n'empêche pas le pronucleus femelle de commencer à continuer seul son évolution. Ainsi, sur la figure 35, arrivée au stade F^2, nous le voyons, dans la gamète de droite, gonflé avec une auréole rayonnante dans le cytoplasme ambiant. C'est l'unique cas, parmi les milliers d'observations faites par moi sur les diverses espèces de Ciliés, dans lequel j'aie vu le cytoplasme sembler prendre une part apparente et figurée à l'évolution des éléments micronucléaires. Dans la figure 36, arrivée à la fin du stade F, la gamète de droite n'a également pas été fécondée et, cependant, son pronucleus femelle, après s'être divisé une première fois, est sur le point d'achever une seconde division ; tandis que son conjoint fécondé finit seulement sa première division nucléaire. Enfin, avec la figure 37, nous voyons une ex-conjuguée récente non fécondée et dont les produits du pronucleus femelle passent à une troisième division.

Ces gamètes non fécondées finissent toujours par périr. Voici, en particulier, l'histoire d'un couple isolé, dont une gamète fécondée et l'autre non fécondée. Après la disjonction, la première évolua régulièrement, achevant normalement sa mue et reconstituant toutes les parties de l'appareil ciliaire, à l'exception, bien entendu, de la bouche et des membranelles buccales. Je la sacrifiai trente-huit heures après la disjonction et lui trouvai un nouveau noyau, mesurant déjà 25 μ, un micronucleus et deux fragments de l'ancien noyau. La seconde, au contraire, se montra maladive depuis le moment de la disjonction. Elle restait immobile, dans une position renversée, comme si elle eût perdu la faculté de se tenir en équilibre. On aurait pu la croire morte, si on n'eût pas vu de temps à autre s'agiter quelques-uns de ses cirres. La mue ciliaire s'était effectuée régulièrement, en ce qui concerne les cirres; mais, tout naturellement, l'ancienne zone de membranelles frontales ayant suivi

le mouvement de résorption des anciens cirres, rien n'était venu la remplacer et toute la région antérieure du corps avait disparu (fig. 38). Il en résultait pour cet individu une forme ratatinée et triangulaire. Je le sacrifiai également trente-huit heures après la disjonction et lui trouvai deux gros corps nucléaires nouveaux, mais de structure anormale. Leur substance avait un aspect peu dense et spongieuse. A côté d'eux, on voyait quatre fragments de l'ancien noyau. J'ai suivi plusieurs fois à l'état vivant et jusqu'au bout des individus atrophiés, comme le précédent, et les ai toujours vu, après plusieurs jours, finir par périr et disparaître par dissolution totale de leur être.

Ces anomalies sont fort curieuses, en ce qu'elles prouvent que les pronucleus isolés et non fécondés n'ont pas encore perdu toute faculté évolutive. Mais cette faculté conduit seulement à des multiplications qui demeurent sans résultat. Leurs produits sont incapables de se développer et s'arrêtent fatalement dans leur évolution. Il leur manque un *primum movens*, que la fécondation, par copulation et fusion de pronucleus d'origines différentes est seule capable de leur imprimer. Aussi les individus, dans lesquels s'effectue cette évolution avortée, ne recevant plus l'action impulsive et directrice d'un noyau régénéré, ne tardent pas à s'atrophier complètement et à périr. Cette mort est donc le résultat d'une véritable énucléation par suite de fécondation avortée.

La cause de cet avortement, selon moi, doit être attribuée à la dégénérescence sénile. Je ne possède malheureusement pas d'expériences sur les processus de la sénescence chez cette espèce, pour donner des preuves indiscutables à l'appui de cette manière de voir. Mais, comme je l'ai dit plus haut, ces conjugaisons avortées n'ont commencé à apparaître qu'assez tard, c'est-à-dire lorsque la bonne période de maturité karyogamique devait déjà s'épuiser. En outre, ces avortements sont caractérisés par une prolifération de l'élément micronucléaire, phénomène observé dans la dégénérescence sénile de la *Stylonichia mytilus* et d'une Oxytriche[1] et par l'arrêt de déve-

loppement de la nouvelle zone vibratile frontale, phénomène également observé dans la sénescence de la *Stylonichia pustulata* et de l'*Onychodromus grandis*[2].

Il existe entre tous ces faits une concordance qui semble incontestable et, jusqu'à preuve du contraire, je considère les conjugaisons avortées, observées par moi en assez grand nombre, comme s'étant produites chez des individus atteints d'un commencement de dégénérescence sénile.

Euplotes charon. — Je n'ai point fait une étude complète de la conjugaison de cette espèce. Je tiens cependant à communiquer mes observations, parce qu'elles serviront de contrôle et de confirmation pour celles de l'autre Euplote. La marche de l'évolution fécondatrice est, en effet, absolument identique chez les deux espèces. L'*Euplotes charon*, observée par moi, est la forme d'eau douce. Je me contenterai de passer rapidement en revue les quelques figures que j'ai données.

Chez cette espèce, comme chez la précédente, le micronucleus est toujours unique et représenté par un corpuscule sphérique encore plus petit. Avec la figure 39, nous nous trouvons à la division préliminaire du stade A. La figure 40 représente la seconde période du même stade, ou période d'accroissement, vers sa fin, lorsque les deux corpuscules micronucléaires ont atteint leur plus grand développement. Cet accroissement est considérable, puisque ces corpuscules, partant d'un diamètre de 3 μ, arrivent à en mesurer 7 ; c'est-à-dire sont devenus douze à treize fois plus volumineux. On observe également un petit nucléole dans leur substance. Cette période dure fort longtemps ; car, sur les préparations, on trouve de nombreux couples y correspondant. Tout cela est, on le voit, parfaitement identique avec ce que nous avons déjà décrit chez l'*Euplotes patella*.

La figure 41 représente un couple à la fin du stade B, chez un des conjoints, et au commencement du stade C, chez l'autre conjoint.

[1] *Archives de zoologie*, t. VI, 1888, p. 215 et 224.

[2] *Loc. cit.*, p. 210 et 221.

A côté et en arrière des éléments micronucléaires, on aperçoit la nouvelle zone rudimentaire de membranelles frontales et l'orifice de pénétration pour le pronucleus mâle. Les premiers rudiments des nouveaux cirres commencent aussi à se développer.

Avec la figure 42, nous sommes arrivés au moment précédant la sortie des pronucleus mâles. Ils sont placés à l'angle antérieur gauche des gamètes, prêts à se frayer une issue au dehors. Les pronucleus femelles se trouvent en arrière, au voisinage de l'orifice. A côté de chacun d'eux, on distingue deux corpuscules de rebut. Les nouveaux cirres rudimentaires se sont multipliés.

En 43 et 43 *a* les pronucleus mâles, à la fin de leur migration, pénètrent dans l'orifice. Les pronucleus femelles attendent à côté. En 44 est représentée la phase suivante, après la copulation et la fusion des pronucleus en un noyau unique, qui, par son gros volume, dénote immédiatement son origine binaire. Son apparence est finement granulée. Les nouveaux cirres continuent à s'accroître et les anciens commencent à disparaître.

Avec la figure 45, nous sommes à la fin du stade F, le nouveau nucleus de copulation divisé en deux. La figure 46 représente une ex-conjuguée, récemment disjointe et déjà arrivée à la fin du stade G. On y voit quatre corpuscules, dont deux encore reliés par un tube connectif; ce sont les futurs micronucleus et macronucleus définitifs. Les deux autres corpuscules sont ratatinés et en voie de résorption. L'ancien macronucleus s'est fragmenté en trois tronçons. La mue des cirres se continue et la nouvelle zone frontale tend à se développer. Avec la figure 47, nous nous trouvons à une phase un peu plus avancée. Les nouveaux macronucleus et micronucleus sont placés l'un à côté de l'autre et nettement différenciés. La nouvelle zone frontale est remontée presque jusqu'à l'extrémité antérieure et, en arrière, on ne distingue plus que quelques-unes des anciennes membranelles. La mue des cirres est de plus en plus avancée. Enfin, avec la figure 48, nous voyons le nouveau macronucleus déjà fortement accru. La mue des cirres est complètement

achevée, et la nouvelle zone frontale s'est placée en écharpe sur l'extrémité antérieure, en redescendant un peu à gauche. Cet état correspond à celui de l'*Euplotes patella*, figure 29; c'est-à-dire que l'ex-conjuguée est dépourvue de bouche, qui ne reparaîtra que plus tard, lors de la dernière évolution du nouveau macronucleus.

Telles sont mes observations sur l'*Euplotes charon* qui, on a pu le voir, correspondent trait pour trait, à ce que nous avons appris à connaître chez l'*Euplotes patella*.

Il ne me reste plus qu'à faire connaître les travaux de mes prédécesseurs sur la conjugaison de ces deux Euplotes. L'accouplement de l'*Euplotes charon* avait déjà été observé par le vieux O.-F. Müller [1]. Ehrenberg également en dessina un couple [2]. L'un et l'autre les considéraient comme une division longitudinale.

Stein a observé [3] la conjugaison des deux espèces; mais sans rien voir de toute l'évolution micronucléaire. A plusieurs reprises, il a rencontré des ex-conjuguées, avec leur nouveau noyau déjà fortement développé. Balbiani a fait quelques observations sur l'*Euplotes patella* [4]. Il a vu la division préliminaire du stade A (fig. 14), l'accroissement ultérieur des deux corpuscules micronucléaires (fig. 15) et une ex-conjuguée, dans une phase déjà avancée du stade H (fig. 16).

Engelmann est revenu à deux reprises sur la conjugaison de l'*Euplotes charon* [5]. Son premier travail est accompagné d'excellentes figures qui, aujourd'hui encore, sont des modèles d'exactitude pour les phénomènes extérieurs, observables sans réactifs. Il a observé la division préliminaire du micronucleus au début du stade A, et l'accroissement des deux corpuscules qui en résultent (fig. 5). Tous

[1] *Animalcula infusoria*, 1786, pl. XXXII, fig. 19.

[2] *Die Infusionsthierchen*, etc., 1838, pl. XLII, fig. X, 5.

[3] *Der Organismus*, etc., t. I, 1859, pl. IV, fig. 9-11; t. II, p. 87.

[4] *Phénomènes sexuels*, 1861, p. 83 et 126, pl. VIII, fig. 14-16; *Journal de micrographie*, t. VI, 1882, p. 68.

[5] *Zeit. f. wiss. Zoologie*, t. XI, 1861, p. 351-353, pl. XXVIII, fig. 5-11; *Morphologisches Jahrbuch*, t. I, 1876, p. 619-621.

les détails de la mue ont été vus avec une exactitude parfaite (fig. 6-8). Malheureusement, il n'a pu suivre l'évolution du micronucleus; mais il a très bien observé le développement du nouveau macronucleus (fig. 7-11) et, sans réussir à le voir effectuer sa dernière évolution, il a constaté que les ex-conjuguées finissaient, après quelques jours, par reprendre leur forme et leur organisation normales.

Bütschli[1] a publié un certain nombre de bonnes observations sur l'*Euplotes charon*. Il s'est surtout occupé des phénomènes internes et a vu en partie la division préliminaire du micronucleus (fig. 1 et 2), puis l'accroissement ultérieur des deux corpuscules (fig. 4-10); mais sans saisir bien exactement cette évolution, trompé qu'il a été par la fausse hypothèse d'individus pourvus primitivement d'un double micronucleus. Dans cet accroissement, je n'ai pas rencontré les états fibreux qu'il figure (fig. 7-9); mais il est possible qu'ils m'aient échappé, ou qu'ils soient des produits artificiels. L'acide acétique est, en effet, un assez mauvais agent fixateur de ces fines structures. Ses figures 3, 11 et 12 répondent au stade B; 13, à la fin du stade G; 14, 15, 17, 18 et 19, au stade H et à la reconstitution de l'état normal du macronucleus. Bütschli a suivi très exactement ces dernières phases, dont je n'ai vu qu'une partie. Comme moi, chez l'*Euplotes patella*, il a reconnu que certains des fragments de l'ancien noyau pouvaient persister et s'incorporer avec le nouveau. Sa figure 16 doit représenter une anomalie.

XVI. VORTICELLIDES.

Pl. XXII et XXIII.

Les Vorticellides sont bien certainement, de tous les Ciliés, ceux dont la conjugaison présente le plus de difficultés à l'étude. Aussi ce que nous en savons jusqu'ici est des plus incomplets. Ces difficultés sont de diverses natures.

[1] *Studien*, etc , 1876, p. 125-126, pl. X, fig. 1-19.

Une des premières et des plus grandes provient de l'état de fixation des espèces de ce groupe. Toutes les Vorticellides étant attachées à des objets étrangers par leur pédoncule, il est impossible d'en faire des préparations sur porte-objet, pour les déposer ensuite en chambre humide. Disposées entre les deux lamelles de la préparation et ne pouvant se déplacer pour se porter au bord de la goutte d'eau, les Vorticelles ne tardent pas à y mourir asphyxiées. On pourrait, il est vrai, ne pas recouvrir la goutte d'eau d'un couvre-objet et la placer ainsi dans la chambre humide, après l'avoir additionnée d'une goutte d'eau de pluie, pour compenser l'évaporation. Je n'ai pas essayé de ce procédé, mais j'engage les observateurs à en user, et je pense qu'il donnera d'aussi bons résultats que les préparations couvertes avec les espèces libres. Ce procédé pourra être employé quand, dans un aquarium, on aura une très grande pullulation de Vorticellides. Il est fort probable que celles placées sur le porte-objet s'y conjugueront, dès qu'elles auront épuisé la nourriture disponible de la goutte d'eau.

A l'appui de ces considérations, je citerai ce qui m'est arrivé, lorsque je fis l'étude de la fécondation de la *Vorticella monilata*. Cette espèce est celle avec laquelle j'ai obtenu les résultats les plus complets. Je la trouvai dans une vieille infusion de débris de cresson, que j'exploitais depuis plus d'un mois, sans y avoir encore aperçu la Vorticelle. Les débris de cresson étaient complètement décomposés, et l'eau, après avoir été fortement troublée par la putréfaction, était redevenue limpide, autrement dit les Bactériacées n'y existaient plus qu'en petite quantité. Je remarquai, à sa surface, un petit nuage blanchâtre, que j'enlevai avec précaution et déposai dans une goutte d'eau, sur un porte-objet. Ce nuage était composé d'un amas de Vorticelles, parmi lesquelles un assez grand nombre étaient conjuguées. Le lendemain et le surlendemain, je cherchai encore des syzygies, mais sans en rencontrer. Les Vorticelles devenaient d'ailleurs assez rares. Je jetai alors dans cette eau quelques petits fragments de mie de pain. Deux jours plus tard, l'eau grouillait de Bac-

tériens, et les Vorticelles, abondamment nourries, se multiplièrent de nouveau. Tant que les microphytes furent abondants, les Vorticelles se développèrent et se fissiparèrent énergiquement, sans s'accoupler. Mais après quatre à cinq jours, la nourriture se trouvant épuisée, les syzygies reparurent en grand nombre. C'est alors, pendant deux à trois jours, que je pus faire toutes les préparations qui m'ont servi à étudier cette conjugaison.

Après cela, les Vorticelles redevinrent rares. J'essayai encore de les renouveler au moyen de la mie de pain, mais cette fois sans succès. Le petit aquarium fut envahi par le *Paramecium aurelia*, qui s'y multiplia en si grand nombre, qu'il formait des nuages blanchâtres à la surface de l'eau.

J'ai tenu à reproduire ici cette observation tout au long, afin de faire bien comprendre dans quelles conditions l'observateur doit chercher à se placer pour se procurer les matériaux d'étude.

Les objets étrangers, auxquels se fixent les Vorticellides, constituent encore une assez grande cause de difficulté. Ils rendent les préparations pour l'étude microscopique difficiles à effectuer, tantôt masquant le corps des Vorticelles, tantôt empêchant une compression suffisante. Il est, en effet, fort difficile, sinon impossible, de suivre l'évolution interne du micronucleus sur des Vorticelles non comprimées. Le micronucleus et ses produits sont toujours de très petit volume et peu commodes à distinguer. Le macronucleus, au contraire, très développé, se fragmente dès le début en nombreux morceaux, au milieu desquels on ne réussit à démêler les éléments micronucléaires qu'avec la plus grande difficulté. C'est ici qu'une extrême patience et les objectifs les plus puissants et les plus nets deviennent d'absolue nécessité.

En fait de modes de préparation pour l'étude microscopique, je n'en connais qu'un bon : fixer au moyen du sublimé à 1 pour 100 et éclaircir lentement par la glycérine. La coloration par les teintures est à rejeter complètement. Les nombreux fragments du macronucleus se colorent vivement et deviennent alors un obstacle à peu

près insurmontable, empêchant la distinction des éléments micronucléaires. Dans certains cas, cependant, il est bon, après avoir étudié la préparation non teintée, de la colorer par le vert de méthyle acidulé. On réussit ainsi à compléter quelques observations et à vérifier des détails intéressants. Les Vorticelles doivent être assez comprimées, sans, bien entendu, aller jusqu'à l'écrasement. Je me sers pour cela de fines cales, composées de fils de cocons de soie, ou de filaments de coton de verre, ces derniers pour les espèces les plus volumineuses.

J'ai eu occasion d'observer à l'état d'accouplement les six Vorticellides suivantes : *Vorticella monilata. V. nebulifera*, *V. cucullus*, *V. microstoma*, *V. putrina*, et *Carchesium polypinum*. La première de ces espèces étant la seule, dont j'aie réussi à suivre sans lacunes la conjugaison dans toutes ses phases, nous commencerons par elle.

Vorticella monilata Tatem. — Tous ceux qui ont observé des Vorticelles, savent combien la détermination des espèces de ce genre est entourée de difficultés, et combien la plupart du temps on demeure indécis, hésitant quelquefois entre trois ou quatre espèces avec lesquelles la forme étudiée semble se rattacher. Ici, fort heureusement, il n'y a pas d'hésitation de ce genre à avoir. La structure chagrinée tuberculeuse du tégument de cette espèce la caractérise et la différencie si nettement de toutes les autres, qu'il suffit de la voir pour la déterminer immédiatement.

J'ai constaté, chez cette espèce, une influence très marquée des heures du jour, sur le moment de la formation des syzygies. Ainsi, sur mes préparations faites le matin, je ne rencontrai que des couples aux premiers stades A et B ; vers midi et une heure du soir, apparurent les stades C et D, et enfin à six et sept heures du soir, je trouvai déjà de nombreux individus arrivés au début du stade H, tandis que les jeunes syzygies, sans avoir complètement disparu, étaient devenues assez rares. Ces observations nous permettent donc d'affirmer que, chez les Vorticelles, comme chez la plupart des autres Ciliés étudiés jusqu'ici, les accouplements sont beaucoup plus

fréquents vers la fin de la nuit et dans la matinée, qu'aux autres moments de la journée. Cette règle, sans être absolue, a cependant une très grande généralité.

A l'aide de ces mêmes observations, j'ai encore pu fixer assez approximativement la durée des phénomènes, jusqu'au début du stade H. En effet, elles furent faites au mois de mai, par une température de 20 degrés. Le jour commençait alors vers cinq heures du matin. Les premiers individus, arrivés au début du stade H vers six à sept heures du soir, devaient donc être conjugués depuis environ treize à quatorze heures. Je n'ai aucune donnée pour estimer la durée de la période suivante, jusqu'à la première bipartition. Mais il est fort probable qu'elle est également très courte. Les Vorticelles, comme nous le verrons plus loin, recommencent à manger dès que la fécondation est effectuée. La première bipartition doit donc arriver assez rapidement (la nourriture étant abondante, bien entendu), et les vorticellides sont peut-être, de tous les Ciliés, ceux chez lesquels l'évolution fécondatrice, dans sa totalité, dure le moins longtemps.

Je n'ai point remarqué de différence de taille entre les macrogamètes et les Vorticelles libres, au milieu desquelles elles se trouvaient. Il n'y a donc pas, chez la *Vorticella monilata*, de réduction de taille, préalable à la conjugaison.

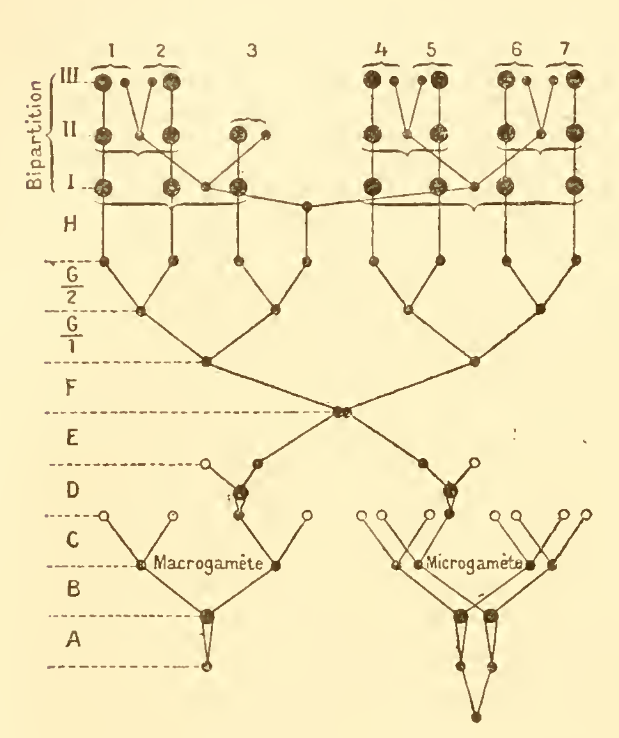
Les microgamètes sont toujours beaucoup plus petites. Elles doivent leur origine à des bipartitions égales, donnant naissance à deux rejetons identiques de formes, de dimensions et de volume. Je crois que, suivant la taille du premier progéniteur, cette bipartition peut ou bien être unique, ou bien répétée une seconde fois. Tous les rejetons, qui en résultent, jouent le rôle de microgamètes.

Dans la syzygie, la microgamète s'attache et se soude sur un des côtés de la région postérieure de la macrogamète (fig. 1).

Le micronucleus, toujours unique, a la forme d'un petit corpuscule un peu allongé en fuseau, d'une longueur de 4 à 5 μ dans son plus long diamètre et d'une épaisseur de 3 μ dans sa région équa-

toriale. Lorsqu'il se présente debout, verticalement, ce qui arrive fréquemment, il apparaît comme un petit corpuscule sphérique (fig. 1, macrogamète), dans lequel on distingue nettement une membrane périphérique, enveloppant une masse centrale compacte.

La microgamète, pendant sa période de mobilité vagabonde à la recherche d'un conjoint, est également pourvue d'un seul micronucleus. Mais à peine s'est-elle fixée à une macrogamète, sans qu'il y ait encore de soudure entre elles, et sa couronne ciliaire locomotrice étant toujours intacte et entière, qu'on voit déjà son micronucleus entrer en évolution et passer par toutes les phases d'une karyomitose le divisant en deux (fig. 1). Le micronucleus de la macrogamète est encore complètement inerte. La coalescence des deux gamètes se complète et s'achève pendant cette première mitose. La couronne ciliaire de la microgamète disparaît en se résorbant et les corps des deux conjoints se soudent intimement l'un à l'autre. C'est alors seulement que va commencer la véritable évolution fécondatrice, en suivant une marche uniforme et parallèle chez les deux gamètes.



Que signifie cette première mitose, particulière à la microgamète, et à quoi pouvons-nous la rattacher? Je crois que nous devons la rapprocher de la division préliminaire, que nous avons constatée sur les micronucleus des deux gamètes, chez les Euplotes, au début du stade A. L'analogie entre ces deux phénomènes est complétée par ce fait que, chez la microgamète de la Vorticelle, comme chez les Eu-

plotes, cette première mitose est suivie d'une phase d'accroissement des deux corpuscules micronucléaires, qui en résultent. Ce phénomène n'a donc rien de nouveau et de surprenant. La seule différence avec ce que nous connaissons déjà consiste en ce qu'il est particulier à un des conjoints. Mais nous savons d'avance que le rôle de ce conjoint et sa destinée, pendant toute l'évolution fécondatrice, diffèrent toujours beaucoup de ceux de son coassocié.

Lorsque la coalescence est complètement achevée, les deux gamètes se trouvent donc pourvues, la grande d'un seul micronucleus, la petite de deux. Ces micronucleus entrent immédiatement dans la phase d'accroissement. Comme je n'ai fait, chez aucune des espèces de Vorticellides observées par moi, une étude particulière et complète de cet accroissement, j'ai réuni côte à côte les différentes formes que j'en ai rencontrées. La figure 3 appartient à la *Vorticella nebulifera;* les figures 4, à la *V. monilata;* et les figures 5, au *Carchesium polypinum.* La figure 5*a* représente une phase de début, le micronucleus s'étirant en longueur, en se gonflant un peu. Les figures 4*a* et 3 sont à une phase plus avancée. Le gonflement des micronucleus s'est prononcé de plus en plus, en même temps que son élongation. Enfin, avec les figures 4*b* et 5*b*, le micronucleus atteint à son maximum de développement. Il s'est étiré en un long fuseau irrégulier et la substance plasmique interne s'est condensée, en un cordon épais et compact, autour duquel on distingue quelques traînées grêles et floconneuses.

Ces formes allongées se condensent ensuite en fuseaux fibreux, caractérisant ainsi la seconde phase de la mitose du stade B (fig. 6). Lorsque ces fuseaux se présentent debout, verticalement, ils sont assez difficiles à distinguer et ont l'apparence d'un corpuscule sphérique, à granulations fines et peu serrées (fig. 6, microgamète). Ils se divisent en deux (stade B), et leurs produits, par une nouvelle division (stade C), donnent naissance à quatre corpuscules chez la grande gamète et à huit chez la petite (fig. 7-9). On remarquera sur les figures, que, jusqu'à ce moment, les éléments nucléaires et

micronucléaires de la macrogamète étaient rassemblés en amas, placés dans la région antérieure du corps, au-dessous du disque vibratile et, par suite, loin de la région postérieure, où se trouve fixée la microgamète.

Il se produit alors un phénomène particulier, ayant pour but de rapprocher les éléments nucléaires de la macrogamète de ceux de la microgamète. Je n'ai pas suivi sur le vivant ce phénomène chez la *V. monilata*. Mais, à l'aide des figures d'individus morts et des observations sur le vif faites chez la *V. nebulifera*, j'en puis rétablir la marche. La Vorticelle commence par fermer son péristome, en se contractant énergiquement et d'une façon définitive. Puis, alors, il se produit une grande accumulation d'eau entre la paroi supérieure du corps, le disque vibratile et jusque dans le tube vestibulaire (fig. 10-16). Cette eau forme une vacuole de très grand volume qui, avec le concours de la compression générale, causée par la contraction du péristome, refoule en arrière tout le contenu du corps. Je n'ai pas constaté directement par quel mécanisme se fait cette accumulation d'eau, mais je crois qu'elle provient de la vacuole contractile. Celle-ci, malgré la fermeture du péristome, continue ses pulsations et déverse dans le vestibule l'eau, qui dialyse perpétuellement à travers le cytoplasme, par suite de l'osmose entre ce dernier et le milieu extérieur.

Les éléments micronucléaires des deux gamètes se trouvent donc ainsi rapprochés les uns des autres, et ne sont plus guère séparés que par l'épaisseur de la paroi commune des corps. Un d'entre eux, de chaque côté, vient s'accoler à cette paroi, en se plaçant l'un vis-à-vis de l'autre (fig. 10). Dans cette position, ils prennent un accroissement assez notable. Simultanément, les autres corpuscules, au nombre de trois chez la macrogamète et de sept chez la microgamète, disparaissent, en se résorbant sans laisser de trace.

Jusqu'ici, les deux gamètes et les deux corpuscules persistants sont séparés les uns des autres par une paroi commune. Celle-ci ne tarde pas à disparaître, soit qu'elle se déchire sous la pression

de plus en plus grande de la vacuole refoulante, soit plutôt qu'elle s'efface par résorption. Dès lors, le contenu des deux gamètes entre en communication, et les deux corpuscules persistants se trouvent en contact (fig. 11). A ce moment, ils se présentent sous l'aspect de fuseaux fibreux, répondant par conséquent à la seconde phase d'une mitose.

Cette nouvelle mitose (stade D) se poursuit effectivement chez les deux corpuscules placés côte à côte et parallèlement. Pendant les phases quatre et cinq de cette mitose, les tubes connectifs repoussent en arrière, dans l'intérieur de la microgamète, deux petits noyaux qui demeurent toujours écartés et séparés l'un de l'autre. Les deux petits noyaux antérieurs, au contraire, s'accolent de plus en plus intimement, et finissent par se souder l'un à l'autre, pour se fusionner ensuite complètement (fig. 12-16). Cette fusion représente la copulation des pronucleus mâle et femelle, un des noyaux provenant de la macrogamète, l'autre de la microgamète. Quant aux deux petits noyaux postérieurs, ils se désorganisent bientôt (fig. 16) et disparaissent par résorption. La fécondation est achevée.

Constatons, encore une fois ici, l'influence déterminante de la position, sur le rôle et la destinée des éléments micronucléaires. Dans la mitose du stade D, quatre petits noyaux sont produits, parfaitement identiques entre eux de forme, de volume et de structure (fig. 14). Les deux restés en avant, dans le corps de la macrogamète, se rapprochent, se soudent, se fusionnent et continuent à évoluer. Les deux autres, refoulés en arrière, dans le corps de la microgamète, tendent à s'écarter l'un de l'autre, se désorganisent et disparaissent. Quelle action dirigeante règle ces destinées si différentes ? Selon moi, elle provient du milieu ambiant, ou autrement dit du cytoplasme, qui doit jouer dans tous ces phénomènes un rôle actif, rôle dont les processus et le mécanisme échappent malheureusement à nos moyens d'investigation. Malgré cela, nous voyons partout l'intervention active de cet agent. La formation et le développement de la vacuole refoulante en sont encore une preuve

manifeste. Le cytoplasme, comme élément matériel et morphologique, n'a aucune part dans la fécondation. Mais c'est lui qui en dirige la marche, et, sans son concours, les éléments fécondateurs ne réussiraient pas à suivre le chemin si compliqué qu'ils ont à parcourir.

Les pronucleus s'étant copulés et la fécondation étant achevée, la vacuole refoulante devenue inutile se vide. Le cytoplasme de la macrogamète remonte en avant et celui de la microgamète, suivant ce mouvement, passe dans le corps de la macrogamète, abandonnant au dehors sa membrane tégumentaire. Celle-ci se ratatine et se déforme (fig. 17 et 18), puis, après un temps plus ou moins long, se détache et tombe dans l'eau, où elle se perd.

Le nouveau nucleus mixte de copulation apparaît immédiatement sous l'aspect d'un fuseau fibreux (fig. 16), répondant à la deuxième phase d'une mitose. Les pronucleus mâle et femelle étaient déjà, en effet, en voie d'évolution mitosique, pendant leur rapprochement et leur fusion. Cette nouvelle mitose continue son cours (stade F, fig. 17) et est suivie de deux autres (stades $\frac{G}{1}$ et $\frac{G}{2}$, fig. 18-22), à la fin desquelles la Vorticelle renferme huit nouveaux petits corpuscules nucléaires, tous semblables entre eux (début du stade H, fig. 23).

De ces huit corpuscules, un arrête ici son évolution, s'allonge en fuseau et revêt la forme et le caractère d'un micronucleus (fig. 24). Les sept autres, au contraire, arrondissent leurs contours et se mettent à s'accroître rapidement. Tout d'abord, on distingue encore dans leur intérieur quelques fibres pâles, restes de l'état fibreux général antérieur (fig. 24). De fines granulations sont disséminées entre ces fibres. Celles-ci disparaissent plus tard avec l'accroissement des nouveaux corps nucléaires (fig. 25), tandis que les granulations se multiplient et donnent un aspect plus compacte aux corpuscules. Cet accroissement se continuant toujours, la membrane périphérique se trouve détachée et isolée de la masse centrale par

une zone claire (fig. 26). La masse plasmique est devenue encore plus dense et plus compacte. En cet état, si les Vorticelles sont bien nourries, elles sont prêtes à effectuer leur première bipartition. Je ne l'ai pas observée directement, mais j'ai trouvé l'une à côté de l'autre les deux Vorticelles représentées figures 27 et 28, l'une avec quatre corps nucléaires, et la seconde avec trois seulement. Il est de toute évidence que ce sont deux rejetons sœurs, provenant de la première bipartition. Le micronucleus s'est divisé également en deux. Les fragments de l'ancien nucleus sont bien moins nombreux dans ces deux rejetons que dans les autres Vorticelles avec sept corps nucléaires. Il y a, en effet, eu un partage par moitié.

Enfin, j'ai encore observé l'individu représenté figure 29, avec deux gros corps nucléaires et un micronucleus. Il n'y avait plus trace de fragments nucléaires primitifs. Cet individu était évidemment le résultat d'une seconde bipartition d'une ex-conjuguée, réduite à trois ou à quatre corps nucléaires par la première bipartition. Ces gros corps nucléaires se colorent vivement par les teintures, et, à leur centre, on voit un nodule plus compact. La membrane périphérique est très distincte. Je n'ai pas suivi plus loin le développement de cette espèce et le retour du nouveau nucleus à la forme normale et typique.

Il ne nous reste plus qu'à dire ce que deviennent les anciens macronucleus. Nous les voyons commencer à se fragmenter par simple étranglement, dès les débuts du stade A (fig. 2). Cette fragmentation s'accentue rapidement de plus en plus et les pulvérise, pour ainsi dire, en une poussière de corpuscules minuscules, qui persistent jusqu'à la première bipartition (fig. 2-28). Ceux de la microgamète sont toujours un peu plus petits que ceux de la macrogamète. Finalement, tous ces petits fragments disparaissent par résorption (fig. 29).

Vorticella nebulifera. — Mes observations sur cette espèce, moins complètes que chez la précédente à certains égards, leur servent cependant de complément sur quelques points assez importants.

Je n'ai point suivi directement la formation des microgamètes.

Mais, comme dans l'épidémie de conjugaison, où j'ai puisé mes matériaux d'étude, je n'ai pas observé une seule division inégale gemmiforme, semblable à celles de la *V. microstoma*, j'en conclus que, chez la *V. nebulifera*, les microgamètes sont le résultat d'une simple division égale qui, pour les individus de grande taille, se répète peut-être une seconde fois.

Le micronucleus, encore plus petit que celui de la *V. monilata*, lui ressemble entièrement pour la structure et la conformation.

J'ai observé nombre de fois la phase d'accroissement du stade A (fig. 46). La syzygie représentée ici était pourvue de deux microgamètes. Ces cas de double accouplement, chez cette espèce, ne sont pas rares, et j'en ai rencontré plusieurs. La figure 47 représente B^4; la figure 48, C^2; et la figure 49, D^2. Sur cette dernière, nous voyons les deux corpuscules micronucléaires persistants en voie d'accroissement, et placés face à face, au point de soudure des conjoints. Dans la microgamète, on distingue encore trois des corpuscules de rebut en voie de régression.

Les figures 40-45 doivent venir s'intercaler ici. Elles représentent, observée sur le vivant, la période des stades D et E, ou période de fécondation. Ces figures ont toutes été esquissées d'après une même syzygie, suivie sans interruption depuis sept heures du matin jusqu'à une heure du soir. La figure 40 représente la syzygie à sept heures et demie, avec son péristome complètement épanoui et sa double couronne ciliaire, produisant un énergique tourbillon alimentaire. A sept heures trois quarts (fig. 41), se produit un changement considérable. Le péristome commence à se fermer et, les cils devenus immobiles, le tourbillon alimentaire s'arrête. Cet état dure environ trois quarts d'heure, pendant lesquels on voit de temps à autre le péristome s'ouvrir brusquement, pour se refermer à moitié immédiatement. A huit heures et demie (fig. 42), le péristome est entièrement fermé d'une façon définitive. Dans le sinus, existant entre sa paroi interne et le disque vibratile, commence à s'accumuler de l'eau. On distingue encore les cils vi-

bratiles, qui s'agitent lentement dans ce milieu liquide, et paraissent en voie de résorption. La microgamète qui, à la phase antérieure, avait déjà commencé à s'allonger, est devenue encore un peu plus longue et amincie. On distingue sans peine les fragments nucléaires dans son intérieur. A neuf heures (fig. 43), l'accumulation d'eau a transformé le sinus et le vestibule, qui lui fait suite, en une spacieuse vacuole, refoulant en arrière tout le contenu du corps de la macrogamète. A neuf heures trois quarts (fig. 44), la grande vacuole a disparu. Le péristome est cependant encore contracté. Au-dessous de lui, le sinus est représenté maintenant par une simple fente, dans laquelle on voit un grouillement de cils vibratiles. Ces derniers ont un aspect rudimentaire et bien certainement sont d'origine nouvelle pour remplacer les anciens, qui se sont résorbés pendant les phases antérieures. Il y a donc là une mue de l'appareil vibratile, mue que l'on peut comparer à celle que nous connaissons chez les Oxytrichides. Le vestibule lui-même, placé à droite sur la figure, est représenté par une petite cavité, à côté de la vacuole contractile. Celle-ci pulse très lentement et irrégulièrement. La microgamète commence alors à se vider. Le passage de son contenu dans le corps de la macrogamète se fait d'un mouvement lent et dure un bon quart d'heure. Le tégument de la microgamète se contracte et se rétrécit, à mesure que le transvasement s'effectue.

A dix heures un quart, le péristome se rouvre, mais les cils ne sont pas encore complètement réorganisés. Ils restent la plupart du temps immobiles, et, quand ils entrent en mouvement, ils produisent une seule ondulation qui, partant d'une extrémité de la spirale, se propage successivement et lentement jusqu'à l'autre extrémité, puis ils rentrent au repos. Peu à peu ces ondulations se succèdent de plus en plus fréquemment. Enfin, à dix heures trois quarts, les cils reprennent toute leur activité et rétablissent le tourbillon alimentaire. J'assiste à la formation du premier bol alimentaire.

A onze heures (fig. 45), le corps est déjà rempli de nombreux bols alimentaires. Le bourrelet péristomique porte de nombreuses dente-

lures, qui très probablement persistent jusqu'à la première bipartition, car je les ai encore vues plusieurs heures plus tard. J'ai également constaté leur présence chez tous les individus, après la réouverture du péristome. La microgamète, complètement ratatinée, est réduite à l'état d'un long boyau étroit, couvert de longues et minces épines. Ce boyau est composé uniquement par le tégument, et les épines correspondent à ses plis transversaux. Ce débris de la microgamète reste encore ainsi attaché pendant deux à trois heures, puis tombe dans l'eau et y disparaît.

Ces observations ont été faites par une température de 15 à 16 degrés. Elles nous prouvent que, chez cette Vorticelle, la préhension des aliments, pendant la conjugaison, cesse seulement durant trois heures (de sept heures trois quarts à dix heures trois quarts). Cette cessation n'est évidemment causée, que par l'adaptation particulière du péristome, à la formation d'une grande vacuole refoulante et par la désorganisation de l'appareil vibratile, qui en résulte. La mue n'est donc qu'un phénomène accessoire, consécutif de cette adaptation.

Revenant maintenant à la suite de l'évolution micronucléaire, nous voyons dans la figure 50 un individu en F^5, dans la figure 51 un individu en $\frac{G^2}{1}$, avec le squelette de la microgamète encore attaché à son flanc, et dans la figure 52 un autre individu en $\frac{G^5}{1}$.

Nous passons ensuite à la figure 53, qui nous conduit au début du stade H, avec huit corpuscules, dont un ayant déjà pris la forme et l'aspect d'un micronucleus; les sept autres au contraire se transforment en corps nucléaires en voie de s'accroître. Avec la figure 54, nous trouvons cet accroissement déjà fort avancé, et les figures 55 et 56 nous montrent la première bipartition en voie de s'effectuer. Sur la première, l'étranglement annulaire du corps est encore peu avancé et les deux micronucleus de chaque moitié sont reliés par un long tube connectif, développé à la suite de la division du micronucleus unique primitif. Sur la seconde, la division est presque

entièrement achevée, un des rejetons emportant avec lui quatre des nouveaux corps nucléaires et l'autre trois.

La figure 57 nous conduit à une phase plus avancée : cet individu, issu d'une première bipartition, contient quatre gros corps nucléaires, pourvus chacun d'un ou deux nodules centraux. Les fragments du nucleus primitif ont complètement disparu. La figure 58 nous représente un état, que nous avons déjà vu chez la *V. monilata*. Il n'y a plus que deux gros corps nucléaires. Cet individu se trouve évidemment après la seconde bipartition. Enfin, avec la figure 59, nous voyons une dernière phase, pendant laquelle un corps nucléaire unique s'allonge en ruban, pour reprendre la forme typique de l'espèce. Nous sommes arrivés au point extrême de cette longue évolution.

Les nucleus primitifs, comme chez l'espèce précédente, se fragmentent dès le début de la conjugaison (fig. 46). Ces fragments persistent jusqu'au moment de la première bipartition (fig. 56), puis disparaissent sans laisser de trace.

Vorticella cucullus, Fromentel. — Ce n'est pas sans une certaine hésitation que j'ai déterminé ainsi l'espèce, dont nous allons nous occuper maintenant. Mais comme, entre toutes les Vorticelles décrites et figurées par les auteurs, celle de Fromentel me paraissait lui ressembler le plus exactement, je lui ai emprunté sa dénomination spécifique. D'ailleurs, si d'autres observateurs en étudient la conjugaison après moi, ils pourront toujours la reconnaître au mode particulier de fragmentation des deux nucleus primitifs.

Faute de place, je n'ai pas reproduit les croquis des stades observés par moi. Je n'en ai d'ailleurs vu que quelques-uns. Je vais donc me contenter de les énumérer dans leur ordre de succession.

J'ai rencontré une syzygie en B^2, avec deux micronucleus dans la microgamète et un seul dans la macrogamète. Nous pouvons donc en conclure que, chez cette espèce comme chez les précédentes, le micronucleus de la petite gamète se divise en deux, par une mitose préliminaire à son accroissement. Ensuite, j'ai observé les stades C^2

et C^6, ce dernier avec huit corpuscules micronucléaires semblables dans la petite gamète et quatre dans la grande; les stades F^5 et H^2. Chez ce dernier, on comptait sept corps nucléaires, en voie d'accroissement et un micronucleus, comme chez les espèces déjà étudiées.

Les macronucleus primitifs se fragmentent dès le début de la conjugaison. Mais cette fragmentation ne conduit plus à une pulvérisation de cet organe. Les fragments sont toujours relativement très volumineux (fig. 62) et je ne les ai pas vus dépasser le nombre de sept. Chez certains individus, il n'y en avait même que trois. J'ignore le sort de ces gros fragments et ne saurais dire s'ils disparaissent en totalité par résorption, ou si quelques-uns d'entre eux persistent et se fusionnent plus tard avec le nouveau noyau.

Sur la figure 62, j'ai reproduit un cas anormal, dans lequel on comptait seize nouveaux corps nucléaires. Cette anomalie n'est très probablement que le résultat d'une réduplication de la mitose $\frac{G_4}{2}$.

Vorticella microstoma. — Mes observations sur cette espèce sont encore moins complètes que pour la précédente.

J'ai suivi la formation des microgamètes par division inégale gemmiforme. Les auteurs qui ont observé ce phénomène, le considèrent comme un véritable cas de bourgeonnement, mais selon moi, à tort. Il n'y a point bourgeonnement d'un nouvel individu sur la mère; mais simplement division inégale de celle-ci. Les processus, que suit le nucleus dans cette division, démontrent cette manière de voir. Il se condense, en effet, d'abord au centre du corps de la Vorticelle primitive, comme cela a lieu chez toutes les Vorticelles pendant la division. Ensuite, il s'allonge transversalement, mais d'une façon irrégulière, c'est-à-dire que le prolongement, du côté de la prétendue gemme, est toujours moins volumineux et moins épais, que celui du côté opposé. Finalement, il s'étrangle selon la ligne d'étranglement du corps des deux rejetons. Le micronucleus,

également, suit, dans sa division, une marche absolument identique à celle des divisions ordinaires. Rien, dans tout cela, ne ressemble à un bourgeonnement.

De la conjugaison, je n'ai observé que le stade $\frac{G}{2}$, avec quatre corpuscules en voie de division, et le stade H d'une façon assez complète. A son début, on trouve dans le corps de la Vorticelle huit petits corpuscules semblables, finement granuleux et peu compacts. Plus tard, un de ces corpuscules a pris le caractère d'un micronucleus, pendant que les sept autres s'accroissent et se transforment en corps nucléaires (fig. 60). J'ai rencontré toutes les phases de cet accroissement, puis des individus résultant des première, deuxième et troisième bipartitions et ne contenant plus que quatre, deux et finalement un de ces corps nucléaires, devenus de plus en plus volumineux, à mesure que leur nombre décroît. Enfin (fig. 61) j'ai observé des individus avec ce corps nucléaire unique s'allongeant en ruban, et en voie de reprendre la forme normale et typique de l'espèce.

L'ancien nucleus se fragmente ; mais, en suivant une marche un peu différente de celle que nous connaissons par les espèces précédentes. Il commence par s'étirer en longs et minces rubans sinueux, contournés sur eux-mêmes et remplissant presque tout le corps de leurs nombreux replis. Cet état rubanaire peut persister fort tard, puisque je l'ai encore rencontré presque intact jusqu'au stade G. Finalement, il se résoud en un grand nombre de petits fragments disséminés dans le corps. Ces fragments, à leur tour, persistent à l'état isolé, fort longtemps, et on en retrouve encore d'intacts tout à la fin de l'évolution, après la troisième bipartition (fig. 61). Ils ont alors un aspect particulier et ne ressemblent nullement à des fragments en voie de régression. Ils se composent tous d'un nodule central, compact, et d'une zone périphérique moins dense d'apparence et structurée normalement. Ces petits fragments peuvent quelquefois être rassemblés en masses plus volumineuses de même structure (fig. 60, *a*) et pourvues d'une membrane périphérique, isolée par

une zone claire hyaline. Pour moi, ces fragments nucléaires persistent et finissent par se réunir et s'incorporer avec le nouveau nucleus. Je n'ai pas vu directement une de ces incorporations ; mais les nodules, que nous voyons dans le nouveau noyau de la figure 61, ne peuvent avoir une autre origine et proviennent de fragments récemment incorporés et non encore complètement fondus dans la masse générale. J'ai, d'ailleurs, observé ces nodules dans d'autres nouveaux nucleus, non encore allongés en ruban. Nous aurions donc, chez la *Vorticella microstoma,* un phénomène de persistance de l'ancien nucleus semblable à celui que nous avons décrit chez le *Paramecium caudatum.*

Vorticella putrina, O.-F. Müller. — Cette jolie petite espèce marine ne paraît plus avoir attiré l'attention d'aucun observateur, depuis le vieux micrographe danois. En tout cas, la forme que S. Kent donne comme synonyme, n'a aucun rapport avec elle.

Les microgamètes se forment par division binaire égale.

J'ai observé des individus, au stade H, avec sept corps nucléaires et un micronucleus ; puis d'autres individus avec quatre, trois et deux corps nucléaires de plus en plus volumineux.

L'ancien nucleus se fragmente de très bonne heure en très petits fragments, qui semblent persister assez longtemps. Peut-être même quelques-uns d'entre eux finissent-ils par se réincorporer au nouveau noyau.

Carchesium polypinum. — Cette grande espèce coloniale est une des plus favorables pour l'étude de la conjugaison, et si je n'ai pas réussi à en suivre l'évolution complète, cela tient au nombre fort restreint que j'en ai eu à ma disposition. Quand on a un grand nombre de colonies avec syzygies, rien n'est plus aisé que d'en isoler sur des porte-objets non couverts, tenus en chambre humide et ensuite de les tuer et préparer successivement, à des heures espacées convenablement, pour avoir chance de rencontrer tous les stades.

Le mode de formation des microgamètes, par divisions binaires

égales répétées, est bien connu aujourd'hui. Mais, comme Balbiani, je n'ai vu que des rosettes de quatre petits individus, tandis que Stein et Greeff prétendent en avoir observé de huit.

Le micronucleus est relativement plus volumineux que chez les espèces de Vorticelles, décrites plus haut. La forme et la structure sont toujours les mêmes, c'est-à-dire celles d'un fuseau, composé d'une membrane périphérique et d'une masse centrale compacte (fig. 30, macrogamète). La longueur du fuseau est de 7 μ et son diamètre équatorial de 2 μ. Lorsqu'un de ces fuseaux se présente verticalement, il apparaît comme un petit corpuscule sphérique.

Le mode de fixation de la petite gamète sur la grande a été très bien décrit par Balbiani. Elle s'attache d'abord sur le pédoncule de cette dernière, un peu au-dessous de l'insertion du corps (fig. 30), puis elle remonte peu à peu sur un des côtés de la région postérieure du corps et alors se soude intimement avec lui (fig. 31). On rencontre quelquefois deux microgamètes unies à une seule macrogamète (fig. 32).

Dès que la petite gamète s'est attachée au pédoncule de la grande, et avant même d'être en contact avec le corps de celle-ci, son micronucleus entre en évolution mitosique (fig. 31), pour se diviser en deux. Cette division préliminaire, spéciale à la microgamète, est donc constante, chez toutes les Vorticellides étudiées par moi.

Viennent ensuite le stade d'accroissement A (fig. 31), les stades de division B (fig. 32) et C (fig. 33), et, à la fin de ce dernier, huit corpuscules dans la microgamète et quatre seulement dans la macrogamète.

Je n'ai rien observé des stades D, E et F ; mais, avec les figures 34 et 35, nous nous retrouvons au début du stade $\frac{G}{1}$, la première portant sur le côté le tégument vide de la microgamète, la seconde contenant encore deux des corpuscules de rebut, en voie de régression. La figure 36 répond au stade $\frac{G^2}{2}$ et les figures 37, 38 et 39, aux premières phases du stade H, tout d'abord avec huit corpuscules fusiformes

semblables ; ensuite, sept de ces corpuscules arrondis en corps nucléaires, le huitième conservant la forme de fuseau, ou de micronucleus, et, en dernier lieu, les corps nucléaires assez notablement accrus. Je n'ai pas rencontré d'états plus avancés. Inutile de faire remarquer combien toutes ces observations concordent parfaitement avec ce que nous avons décrit chez les espèces précédentes.

Quant aux anciens nucleus, nous les voyons commencer à se fragmenter dès le stade A (fig. 31). Ces fragments, d'abord assez volumineux, se subdivisent à leur tour et toute la masse du nucleus ne tarde pas à être réduite en un amas de petits corps sphériques (fig. 32 et suiv.). N'ayant point observé les dernières phases de l'évolution complète, je ne saurais dire ce qu'il advient en dernier lieu de cette poussière nucléaire ; mais je suis très disposé à croire qu'elle disparaît en totalité par résorption.

Résumons maintenant l'ensemble de ces observations sur les Vorticellides. Les phénomènes essentiels de l'évolution fécondatrice paraissent avoir une uniformité complète chez les espèces de ce groupe. Partout où il nous a été donné de l'observer, nous avons constaté l'existence de la division préliminaire du micronucleus, chez la petite gamète ; puis la série ordinaire et normale des stades, que nous avons appris à connaître, chez les autres Ciliés. Cette série se termine toujours par trois divisions postérieures à la fécondation, donnant naissance à huit nouveaux corpuscules nucléaires, dont un se transforme en micronucleus. Chez toutes les espèces, nous avons vu l'état normal se rétablir après trois bipartitions. Toute cette évolution ne diffère en rien d'essentiel de celle des autres Ciliés. Nous y retrouvons les mêmes stades et les mêmes phases, se succédant dans le même ordre. Le dimorphisme des deux gamètes, lui-même, n'affecte, en rien d'essentiel, cette concordance. L'une et l'autre, au point de vue de la karyogamie, ont une organisation équivalente et jouent, l'une par rapport à l'autre, un rôle parfaitement identique. Rien, dans leur origine, ne les distingue l'une de l'autre. Les divisions successives et répétées, déterminant la petite taille des

microgamètes, peuvent être rapprochées de ce qui se passe, chez certaines espèces, comme la Leucophre et le Didinium, pour les deux gamètes. L'une et l'autre possèdent un micronucleus hermaphrodite, jouissant des mêmes propriétés évolutives et donnant par conséquent naissance à des produits complètement équivalents[1]. Cette similitude de rôle et de destinée s'arrête seulement au moment de la fécondation, c'est-à-dire après la première moitié de ces processus. A partir de ce moment, la microgamète est frappée de stérilité et, après avoir apporté un concours actif à la régénération et au rajeunissement de son conjoint, elle ne bénéficie pas de cet acte suprême de la fécondation. Les pronucleus mâle et femelle, qui lui échouent en partage, se trouvent comme paralysés, et au lieu de s'unir et de continuer leur évolution, entrent dans une voie de régression et disparaissent. La substance elle-même de la microgamète perd son individualité et, par une véritable copulation des cytoplasmes, va se perdre et se confondre avec celle de la macrogamète. Cette absorption et cette fusion ne peuvent avoir ici d'autre signification que celle d'un aliment, s'incorporant et s'assimilant au corps de la macrogamète, pour contribuer à son accroissement végétatif.

Malgré l'identité et l'équivalence parfaite d'organisation, le rôle de la microgamète est donc, on peut le dire, un rôle de sacrifice complet et d'abnégation. Pourquoi cette différence avec la macrogamète ? On pourrait être tenté d'en rechercher la cause dans l'état de fixation des Vorticellides. Mais cette raison n'est pas suffisante, car j'ai observé certains acinétiens, tout aussi fixés et encore plus immobiles que les Vorticelles, et dont cependant les deux conjoints poursuivaient jusqu'au bout leur évolution fécondatrice dans des conditions semblables et finissaient par se disjoindre et se séparer, après s'être fécondés et rajeunis réciproquement. La véritable cause de cette différence nous échappe pour le moment, et, très probablement, ne se laissera saisir, que lorsque nous connaîtrons

[1] Jickeli (*Zoologischer Anzeiger*, t. VII, 1884, p. 495) a observé chez l'*Ophrydium versatile* des conjugaisons entre microgamètes.

bien l'évolution fécondatrice, chez un plus grand nombre de types qu'aujourd'hui.

Historique. — Il ne nous reste plus qu'à passer en revue les travaux antérieurs. Je profiterai de l'occasion, pour résumer toutes les recherches faites sur les Vorticellides, même à propos d'espèces non étudiées par moi. Dans cet historique, je ne m'occuperai que de la conjugaison gemmiforme et laisserai complètement de côté les phénomènes qu'on a baptisé du nom de conjugaison latérale entre individus égaux. Je n'ai jamais observé un seul cas de cette conjugaison latérale et ne pourrais donc en parler que d'après les autres. Du reste, elle n'est encore bien connue que dans ses phénomènes extérieurs. Sa véritable signification s'éclaircira seulement, lorsqu'on saura comment les nucleus et micronucleus des conjoints se comportent. Le peu que nous en savons par Stein [1], laisse cependant supposer que cette conjugaison latérale entraîne à sa suite des phénomènes internes, semblables à ceux que nous connaissons dans la conjugaison gemmiforme inégale. Si l'avenir venait à confirmer cette conjecture, nous devrions considérer les cas assez rares, où cette conjugaison latérale se manifeste encore aujourd'hui, comme une réminiscence, ou plutôt comme une survivance de la forme primitive, sous laquelle toutes les Vorticellides s'accouplaient autrefois. La conjugaison gemmiforme représenterait seulement une forme d'origine secondaire et dérivée, à laquelle les Vorticellides se seraient, dans leur évolution phylogénique, adaptées peu à peu, pour répondre à quelque nouveau besoin. Mais, je le répète, actuellement nous ne pouvons parler de ces phénomènes qu'avec la plus grande réserve, car il pourrait encore bien se faire qu'ils relèvent de la tératologie, plutôt que de la physiologie normale des Ciliés.

La conjugaison gemmiforme, prise par les anciens observateurs pour une multiplication par bourgeonnement, est connue depuis longtemps. D'après Claparède [2], Spallanzani la décrivait déjà en 1876.

[1] *Der Organismus*, t. II, 1867, p. 114.

[2] *Études*, etc., 2e partie, p. 237.

Ehrenberg, sur la planche XXVI de son grand ouvrage, figure assez exactement une syzygie de *Carchesium polypinum*. Plus tard, Busch représente également [1] un accouplement de la *Trichodina pediculus*. Claparède et Lachmann en observèrent chez une dizaine de Vorticellides, appartenant aux genres *Vorticella*, *Carchesium*, *Zoothamnium*, *Epistylis* et *Cothurnia* [2], et suivirent très exactement la formation des microgamètes de l'*Epistylis plicatilis*.

Mais c'est à Stein que revient l'honneur d'avoir reconnu et démontré la véritable nature de ces prétendus bourgeonnements. Il étudia ce phénomène par une longue série d'observations, publiées dans le second volume de son grand ouvrage [3] et le constata chez dix-sept ou dix-huit espèces, appartenant à divers genres de la grande famille des Vorticellides. La formation des microgamètes, leur copulation et leur fusion avec la macrogamète y sont très exactement décrites. Malheureusement, il ne sut rien voir de l'évolution interne des éléments nucléaires. Aussi, ses interprétations sont-elles entachées d'erreurs capitales. C'est ainsi que la microgamète est censée jouer un rôle de mâle, et la macrogamète, celui de femelle ; que le nucleus de la première doit produire des éléments fécondateurs qui, en s'unissant avec le nucleus de la seconde, transforment celui-ci en un placenta, ou embryogène, dans lequel se développent des sphères germinatives qui, finalement, deviennent des sphères embryonnaires. Ces dernières, comme les recherches antérieures de Balbiani permettaient déjà de le supposer, et comme celles d'Engelmann l'ont démontré plus tard, étaient des parasites, vivant à l'intérieur des Vorticellides.

Engelmann s'est occupé à deux reprises de la conjugaison gemmiforme. Dans son premier travail [4], il décrit la forme extérieure des syzygies de cinq espèces, appartenant aux genres *Epistylis*, *Car-*

[1] *Muller's Archiv*, 1855, p. 360, pl. XIV, fig. 3.
[2] *Loc. cit.*, p. 174 et 236, pl. VII, fig. 14 et 15.
[3] *Der Organismus*, etc., t. II, 1867, p. 99-140.
[4] *Zeit. f. wiss. Zoologie*, t. XI, 1861, p. 370 et suiv.

chesium, et *Zoothamnium*. Dans le second[1], il nous donne quelques bonnes observations sur la conjugaison de la *Vorticella microstoma* et de l'*Epistylis plicatilis*. Il a suivi très exactement la formation des microgamètes, par division binaire inégale gemmiforme chez la première espèce, et par division binaire égale, répétée deux fois chez la seconde. Il a également vu la copulation de ces petites gamètes avec les grandes. Ses observations sur l'évolution interne sont très incomplètes. Il a bien vu la fragmentation des nucleus, mais il va jusqu'à nier l'existence du micronucleus. Malgré cela, on reconnaît sur ses figures (pl. XXII, fig. 5-10) les dernières phases de la conjugaison de la *Vorticella microstoma ;* mais la véritable origine des nouveaux corps nucléaires lui échappe totalement, puisqu'il les fait dériver des fragments de l'ancien noyau.

En 1870, Greeff publia[2] quelques observations intéressantes, sur quatre espèces des genres *Vorticella*, *Epistylis* et *Carchesium*. Il reconnut exactement la formation des microgamètes, par division binaire simple chez les Vorticelles et par division binaire répétée deux ou trois fois, dans les deux autres genres. Leur copulation et leur fusion avec la macrogamète sont bien décrites, mais il n'a rien vu de l'évolution interne.

Everts, en 1873[3], suivit les phénomènes extérieurs de la conjugaison chez la *Vorticella nebulifera*, sans rien voir des phénomènes internes. Ses interprétations, sur les causes et la signification de ce phénomène, ne supportent pas l'examen.

En 1875, Balbiani fit connaître quelques observations sur la conjugaison du *Carchesium polypinum*[4]. Il suit exactement la formation des microgamètes et leur copulation, puis leur absorption par la macrogamète ; mais les phénomènes internes lui demeurèrent à peu près inconnus, à part la fragmentation du nucleus, duquel il fait

[1] *Morphologisches Jahrbuch*, t. I, 1876, p. 578 et 621, pl. XXI, fig. 16-22 et XXII.

[2] *Archiv für Naturgeschichte*, 1870, t. II, pl. V, VI et VII ; *Id.*, 1871, t. I, p. 208-214.

[3] *Zeit. f. wiss. Zoologie*, t. XXIII, 1873, p. 575, pl. XXX, fig. 44-47.

[4] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LXXXI, 1875, p. 676.

dériver les nouveaux corps nucléaires de la fin de la conjugaison. Ses interprétations sont donc complètement erronées.

Enfin nous arrivons au travail de Bütschli[1], dont les observations ont porté sur les *Vorticella campanula*, *V. nebulifera* et *Carchesium polypinum*. De la première espèce, il n'a vu que des phases extrêmes après la première (fig. 1), la seconde (fig. 3) et même la troisième bipartition (fig. 2). Chez les deux autres espèces, les premiers stades lui ont entièrement échappé. Ses figures *b* et *c* répondent au stade $\frac{G}{1}$ et toutes les autres aux diverses phases du stade H, ainsi qu'aux première, seconde et troisième bipartitions et au retour à la forme normale du nouveau nucleus. Malgré le décousu et l'incomplet de ces observations, l'ingénieux micrographe a très bien interprété les faits constatés, et ses observations sur les Carchesium, à la fin du stade H et pendant les bipartitions qui lui succèdent, se rattachent admirablement aux miennes, en leur servant de complément. Je ferai une seule critique, au sujet du nombre de quinze nouveaux corps nucléaires qu'il admet comme chiffre normal initial. Il n'a observé qu'une seule fois ce nombre et a vu au contraire un grand nombre d'individus avec sept corps nucléaires seulement. Ce dernier chiffre est le nombre normal, qu'on retrouve chez toutes les Vorticellides. Le nombre quinze était une anomalie, comme celle que j'ai décrite chez la *Vorticella putrina*. Au sujet du nouveau micronucleus, Bütschli s'est totalement trompé sur son origine.

Il nous reste encore à examiner deux mémoires récents de Plate. Dans le premier[2], l'auteur s'occupe de l'accouplement de la *Spirochona gemmipara*. Bien qu'il n'y ait pas de différence de taille entre les deux gamètes, l'une d'elles joue cependant un rôle identique à la microgamète des Vorticelles et se fusionne entièrement avec l'autre. Les observations de Plate, sur l'évolution des éléments nucléaires, sont très incomplètes et bien certainement erronées sur

[1] *Studien*, etc., 1876, p. 126, pl. X, fig. 1-3 et p. 232 et suiv., fig. *a-m*.
[2] *Zeit. f. wiss. Zoologie*, t. XLIII, 1886, p. 203 et 215, pl. VI, fig. 19-30.

beaucoup de points. Il fait fusionner entre eux, et deux à deux, d'une part, les nucleus, et d'autre part, les micronucleus des deux gamètes. Les anciens noyaux seraient intégralement conservés, sans production d'un nouveau nucleus de rajeunissement. Tout cela me semble complètement improbable et je crois même reconnaître, sur sa figure 28, ce nouveau nucleus marqué d'un x et indiqué comme une vacuole.

On peut donc le dire, l'histoire des phénomènes internes est encore tout entière à faire pour cette espèce; aussi je n'insisterai pas plus longtemps sur les considérations à perte de vue que Plate échafaude sur des observations aussi défectueuses. Je me contenterai de relever un de ses procédés de raisonnement. Il a besoin, pour sa théorie, de l'existence d'Infusoires dépourvus de micronucleus, et n'ayant pas su voir (ce qui cependant n'est pas difficile) ceux des Stentors, il conteste mes observations, confirmées cependant par Gruber.

Dans son second mémoire[1], Plate a étudié la conjugaison de deux Lagenophrys et d'un Epistylis, vivants sur les branchies du *Gammarus pulex*. A tort ou à raison, il décrit ces trois formes comme nouvelles. Ses observations sur leur conjugaison sont très incomplètes et très mauvaises. Il confond des phases de la conjugaison (fig. 32, 33 et 34) avec la production de microgamètes par division inégale gemmiforme. Il n'a rien vu de toute l'évolution micronucléaire, car ce qu'il décrit et figure comme fuseaux micronucléaires, chez les Lagenophrys (fig. 38 et 39), sont quelques-uns des produits ultimes de cette évolution, déjà transformés en noyaux de rajeunissement, en voie d'accroissement. D'après lui, son *Epistylis simulans* serait complètement dépourvu de micronucleus, et ses nouveaux noyaux de rajeunissement dériveraient des fragments de l'ancien macronucleus.

Au mois de juin 1888, j'ai publié moi-même une note prélimi-

[1] *Zoologische Jahrbücher*, t. III, 1888, p. 165-167, 168-171, pl. IV, fig. 32-45.

naire[1], résumant mes observations, décrites en détail dans le présent chapitre.

XVII. ACINÉTIENS.

J'avais d'abord eu l'intention de publier ici, avec tous les détails et toutes les figures nécessaires, mes observations sur la conjugaison des Acinétiens; mais comme je n'ai pas encore réussi à voir une évolution micronucléaire sans lacune et que les phases principales de la formation et de la copulation des pronucleus me manquent, je réserve cette publication pour plus tard. Mais, afin qu'on ne puisse plus, comme l'ont fait quelques auteurs, interpréter la conjugaison des Acinétiens comme un phénomène d'une nature différente de celle des Ciliés, je vais donner ici un résumé très succinct de ce que j'ai pu voir jusqu'ici.

Mes observations ont été faites sur la *Podophrya fixa* et sur la *Podophrya cyclopum*. Leurs gamètes s'unissent et se soudent l'une à l'autre par des prolongements ou excroissances, naissant en un point quelconque de leur corps; mais, chez la première espèce, il y a disjonction après la fécondation, tandis que, chez la seconde, il y a fusion complète et définitive entre les deux gamètes, sans que rien extérieurement désigne l'une plutôt que l'autre à un rôle de microgamète.

Chez les deux espèces, les gamètes sont pourvues d'un micronucleus unique. J'ai observé, chez la *Podophrya cyclopum*, le stade d'accroissement A, puis les stades B, C, le début de D, F, G et presque toutes les phases de H. Le plus souvent, un seul des quatre petits corpuscules nucléaires semblables, du début de ce dernier stade, se développe et se transforme en noyau de rajeunissement; quelquefois cependant j'en ai vu deux. Des autres corpuscules, je crois, sans en avoir la certitude, qu'un seul également persiste à l'état de micronucleus, le ou les deux autres se résorbant. Les deux anciens noyaux se désorganisent et disparaissent. Chez la *Podophrya fixa*, j'ai ob-

[1] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CVI, p. 1607.

servé les stades A, B, C et H. Pendant ce dernier stade, je n'ai jamais vu qu'un seul nouveau corps nucléaire et un seul micronucleus. Je ne serais donc pas étonné que la seconde division du nucleus mixte de copulation, correspondant au stade G, ne se produise pas chez cette espèce. L'ancien noyau se désorganise et disparaît.

Je n'ai pas besoin d'insister pour démontrer combien tout cela concorde parfaitement avec la conjugaison des Ciliés. Il est donc inutile de vouloir rechercher, chez les Acinétiens, un type de conjugaison sans micronucleus. Dans les cas où quelques auteurs ont cru à l'absence de cet organe, nous pouvons affirmer qu'ils n'ont pas su le voir. Il est, en effet, toujours beaucoup plus tenu que chez les Ciliés et sa substance se colore fort peu par les teintures microchimiques. De là, avec d'autres causes qu'il serait trop long d'énumérer ici, les grandes difficultés de sa mise en évidence. Elles sont, en effet, si grandes, que je considère l'étude d'une de ces conjugaisons d'Acinétiens, comme une des recherches les plus pénibles qu'un micrographe puisse entreprendre.

Schneider [1] et Plate [2] sont les seuls auteurs qui, dans ces dernières années, se soient occupés de la conjugaison des Acinétiens. Ils ont fait leurs observations sur le *Dendrocometes paradoxus* et le *Stylocometes digitata* [3]. Celles de Plate sont un peu moins incomplètes que celles de Schneider. Ni l'un ni l'autre n'ont su voir le micronucleus de leurs animalcules; aussi n'ont-ils rien compris à ce phénomène. Ils ne craignent pas d'affirmer la non-existence de cet organe. Cependant les deux corps, marqués de la lettre *k* sur la figure 17 de la planche VI de Plate, démontrent irréfutablement l'existence d'un micronucleus, chez le *Dendrocometes paradoxus*. Ces corps représentent, en effet, de nouveaux noyaux de rajeunisse-

[1] *Tablettes zoologiques*, t. I, 1886, p. 82-84, pl. XIX et XX.

[2] *Zeit. f. wiss. Zoologie*, t. XLIII, 1886, p. 191-197, pl. VI, fig. 14-18, et *Zoologische Jahrbücher*, t. III, 1888, p. 152-155, pl. III, fig. 15-19.

[3] Ce genre a été créé en 1867 par Stein (*Der Organismus*, t. II, p. 144). Les nouveaux noms *Asellicola*, proposé par Plate, et *Pericometes*, proposé par Schneider, sont donc inutiles.

ment en voie d'accroissement, lesquels ne peuvent dériver que de la copulation d'un pronucleus mâle et d'un pronucleus femelle. Il était donc inutile de recourir à une théorie de *cristallisation nucléaire* (Plate), pour expliquer l'origine du nouveau noyau, ou bien, nouveau phénix, de le faire *renaître de ses propres débris* (Schneider). Malgré l'opinion contraire de ces observateurs, une continuité, entre le micronucleus primitif et le nouveau noyau de rajeunissement, existe bien certainement aussi parfaite et absolue, chez ces Acinétiens, que chez tous les Ciliés étudiés par nous.

XVIII. LE MICRONUCLEUS, SA GÉNÉRALITÉ ET SA MITOSE.

Le micronucleus est l'organe essentiel de la fécondation, chez les Ciliés et les Acinétiens[1]. On peut donc, *a priori*, affirmer sa présence universelle et permanente chez tous les membres de ces deux groupes, où l'on observera des conjugaisons suivant une évolution semblable à celle que nous avons décrite dans les pages précédentes. Cependant les plus grandes divergences règnent entre les auteurs, au sujet de l'existence de cet organe, qui est tantôt affirmée, tantôt contestée, et cela quelquefois chez une seule et même espèce.

Ces désaccords ont pour cause la grande difficulté que présente souvent la constatation de ce petit organe. Chez beaucoup d'espèces, il est, en effet, des plus difficiles à distinguer, et les meilleurs observateurs se sont souvent vus obligés d'avouer leur impuissance. Une des plus grandes causes de ces difficultés provient de l'extrême petitesse à laquelle les corpuscules micronucléaires descendent assez souvent. Prenons comme exemple le micronucleus du *Blepharisma lateritia*, qui est peut-être un des plus difficiles à recon-

[1] Suivant Bergh (*Morphologisches Jahrbuch*, t. VII, 1881, p. 258), un Péridinien, le *Polykrikos auricularia*, posséderait également de trois à six micronucleus. L'observation du savant danois semble bien exacte, car il a vu plusieurs fois ces corpuscules à l'état de fuseaux fibreux, en voie de division mitosique. Actuellement, ce Péridinien est l'unique Protozoaire, en dehors des Ciliés et des Acinétiens, chez lequel cet organe ait été constaté.

naître. Balbiani, le premier[1], affirme son existence et le figure à l'état de repos et à l'état de division. Mais, chose surprenante, surtout dans le second état, il n'en aperçoit qu'un seul accompagnant le noyau. Après lui, Engelmann et Stein déclarent que, malgré tous leurs efforts, ils n'ont pas réussi à en distinguer la moindre trace. Bütschli également[2], sur les individus ordinaires, ne parvient pas à l'apercevoir ; mais, chez les individus en syzygie, pendant la phase d'accroissement du stade A, il en voit toujours un nombre multiple, qui peut s'élever jusqu'au chiffre de onze. Ce nombre multiple est, en effet, normal et constant. J'ai réussi à m'en assurer sur des individus non conjugués, colorés par le vert de méthyle acidulé. Ces micronucleus ont la forme de petites sphères, mesurant un peu moins de 1 μ. Ils se composent d'une enveloppe diaphane et d'une masse centrale opaque, colorée par les teintures. Comme ces minuscules globules sont toujours immédiatement accolés au pourtour du noyau, il est impossible de s'assurer de leur nombre exact. On ne peut distinguer que ceux placés sur les bords ; mais ceux qui se trouvent dans le plan du noyau, soit en dessus, soit surtout en dessous, échappent à la vue. J'ai cependant pu quelquefois en voir quatre et cinq, chiffres bien au-dessous des onze constatés par Bütschli.

Le groupe des Hétérotriches paraît être celui chez lequel les corpuscules micronucléaires sont généralement de la plus petite taille. Ainsi, chez les *Spirostomum ambiguum* et *Sp. teres*, ils ne mesurent que 2 à 3 μ ; chez le *Climacostomum virens*, 3 μ ; et chez les *Stentor cœruleus* et *St. Rœselii*, 2 μ. Cette extrême petitesse est compensée par leur grand nombre, qui, chez le *Stentor cœruleus*, peut s'élever jusqu'à 21, et chez le *Stentor Rœselii*, jusqu'à 28.

Chez les Acinétiens, les micronucleus sont également d'un très petit volume. Aussi ont-ils échappé pendant longtemps à l'attention des observateurs. Mais Bütschli et moi avons déjà démontré leur

[1] *Journal de la physiologie*, t. III, 1860, pl. III, fig. 30-32.

[2] *Studien*, etc., 1876, p. 103, pl. XIII, fig. 1.

présence chez quatre à cinq espèces, et je ne doute pas qu'en les cherchant convenablement, on ne réussisse à les trouver chez tous les membres de ce groupe. Plate [1] et Schneider [2] se sont donc sûrement mépris, lorsqu'ils ont cru trouver, dans leurs observations sur le *Dendrocometes paradoxus*, un exemple de conjugaison sans le concours d'un micronucleus. Ils n'ont pas su voir cet organe qui doit exister, comme le démontre la figure 17 de Plate. Nous y voyons très exactement figuré et indiqué par la lettre *k* un noyau de rajeunissement, lequel ne peut dériver que d'une évolution micronucléaire, semblable à celle des Ciliés.

Heureusement que, chez beaucoup de Ciliés, le micronucleus atteint une plus grande taille et devient beaucoup plus aisé à discerner. C'est ainsi que chez les Paramécies, qui possèdent les micronucleus les plus volumineux connus, il arrive à mesurer 5 μ en épaisseur et 14 μ en longueur chez le *Paramecium bursaria*, et 7 μ en épaisseur et 11 en longueur chez le *Paramecium caudatum*. Aussi est-ce chez la première de ces espèces, que cet organe fut découvert en 1845 par de Siebold.

Une seconde cause de grande difficulté empêchant de constater la présence du micronucleus provient de la structure même de sa substance constitutive. Chez beaucoup d'espèces, le micronucleus est représenté, dans sa partie essentielle, par une masse de substance compacte, dépourvue de structure apparente, et n'éprouvant aucun gonflement sous l'action de l'acide acétique, réactif qui jusqu'ici a le plus souvent servi à la mise en évidence de cet organe. Cette masse compacte est, en même temps, très avide des matières colorantes et se colore vivement par les teintures microchimiques. C'est en me fondant sur ces propriétés physico-chimiques, que j'avais préconisé, il y a quelques années, une méthode de préparation [3], qu'à ce moment je croyais infaillible pour tous les micronucleus.

[1] *Zeit. f. wiss. Zoologie*, t. XLIII, 1886, p. 191-197, pl. VI, fig. 14-18.

[2] *Tablettes zoologiques*, t. I, 1886, p. 82-84, pl. XIX et XX.

[3] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LXXXVIII, 1879, p. 1274.

Cette méthode consistait surtout dans la fixation à l'aide d'un des bons réactifs fixateurs connus, ensuite coloration par le picro-carmin, puis, après lavage, éclaircissement à l'aide d'un mélange par moitiés égales d'acide acétique pur et de glycérine. Avec les micronucleus, constitués comme ceux dont je viens de parler, ce procédé donnait d'excellents résultats.

Mais, j'ai dû reconnaître depuis qu'il existe un assez bon nombre d'espèces avec lesquelles le même procédé, non seulement ne présentait aucun avantage, mais rendait même les micronucleus si transparents, qu'ils en devenaient complètement invisibles. Ce fut, trompé par des résultats erronés de cette espèce, que, dans mon travail sur la morphologie des Ciliés [1], j'affirmai l'absence complète de micronucleus, chez des espèces comme le *Lagynus elongatus* et l'*Holosticha multinucleata*, ainsi que chez toutes les Opalinides. Je n'ai pas eu occasion d'étudier à nouveau les deux premières espèces, mais je n'en suis pas moins persuadé de l'erreur de mon affirmation. En ce qui concerne les Opalinides, je me suis très peu occupé de ces parasites depuis cette époque ; mais j'ai cependant eu occasion de voir dans l'*Anoplophrya striata*, et chez une Opaline inédite, vivant ici dans l'intestin de l'*Oelosoma Hemprichii*, et se multipliant par segments successifs, comme l'*Opalina prolifera* de Claparède et Lachmann, j'ai eu occasion de voir, dis-je, un micronucleus fort bien développé. Il est impossible de mettre en doute sa véritable nature ; car, chez la seconde espèce, dont j'ai observé de nombreuses divisions fissipares, j'ai vu toutes les phases de la karyomitose du micronucleus. Stein, d'ailleurs [2], avait déjà constaté l'existence d'un micronucleus chez l'*Hoplitophrya falcifera*, et Schneider chez l'*Anoplophrya branchiarum*.

Comme je l'ai dit, les résultats erronés de mes premières observations avaient pour cause l'état d'organisation du micronucleus

[1] *Archives de zoologie*, t. I, 1883, p. 659.

[2] *Sitzungsberichte der König. böhmischen Gesells. der Wiss. in Prag.*, 1861, t. I p. 43.

chez certaines espèces. La substance fondamentale de ces micronucleus, au lieu d'être compacte, est composée d'un réseau plus ou moins serré et d'aspect général finement granuleux. La matière constituante de ce réseau se colore presque toujours fort peu, et je crois même quelquefois pas du tout, par les teintures microchimiques. En outre, elle ne résiste pas à l'action de l'acide acétique et se gonfle, comme toute la masse cytoplasmique du corps cellulaire. Ces caractères physico-chimiques nous expliquent comment ces micronucleus s'effacent et disparaissent complètement à la vue, avec les anciennes méthodes de préparation [1]. Pour réussir à les voir, je les fixe par le bichlorure de mercure à 1 pour 100 et, sans la colorer, j'éclaircis la préparation, en laissant pénétrer très lentement de la glycérine. Les micronucleus ainsi structurés ne sont pas rares chez les Vorticellides, groupe chez lequel on a, en effet, assez souvent nié la présence de cet organe. Le micronucleus du *Coleps hirtus*, qui appartient à la même catégorie, est toujours très difficile à distinguer. Je le cite ici, afin de corriger une erreur commise par moi dans un travail antérieur [2]. J'avais, en effet, cru pouvoir affirmer qu'il se trouvait inclus en dedans de la membrane du macronucleus, disposition qui eût été tout à fait exceptionnelle. De nouvelles observations m'ont fait reconnaître que j'avais été trompé par des préparations mal réussies et qu'il est toujours accolé intimement à la surface extérieure de la membrane macronucléaire.

En résumé, grâce aux travaux de Balbiani, de Stein, de Bütschli et aux miens, on peut dire qu'actuellement le micronucleus a été démontré à peu près partout où on a pris la peine de le chercher convenablement. Je dois cependant avouer que, dans ces derniers

[1] Jickeli avait déjà constaté (*Zoologischer Anzeiger*, t. VII, 1884, p. 472) la variabilité, suivant les espèces, du micronucleus, au point de vue de sa faculté d'absorption des matières colorantes. Il affirme, en outre, avoir rencontré des espèces dépourvues de micronucleus, mais sans nous faire connaître quelles sont ces espèces. A mon avis, cette affirmation repose sur quelque erreur d'observation, semblable à celles signalées plus haut.

[2] *Archives de zoologie expérimentale*, t. III, 1885.

temps, j'y ai encore échoué chez l'*Opalina ranarum* et l'*Opalina dimidiata*, bien qu'armé des meilleurs appareils optiques et en employant les procédés de préparation les plus exacts. Tout en ne voulant pas affirmer l'absence complète de micronucleus chez ces espèces, je considère cependant sa présence comme assez douteuse. Du reste, je ne veux pas insister sur cette exception, qui n'est peut-être qu'apparente. Avant d'en rien conclure, il faudrait recommencer une étude complète de ces deux espèces et surtout vérifier si Balbiani a eu tort ou raison d'affirmer l'existence de phénomènes de conjugaison chez la première [1].

Nous avons vu, dès les premières pages de ce travail (p. 160), que, depuis les belles recherches de Bütschli, tout le monde était d'accord pour voir, dans les phases de division du micronucleus et de ses produits, des phénomènes complètement analogues à ceux de la karyomitose des noyaux de cellules ordinaires. Il eût été intéressant de compléter les observations du savant micrographe et de voir jusqu'à quel point il y avait concordance parfaite entre la mitose des micronucleus et les formes typiques de ce phénomène, telles que les travaux de Flemming, de Guignard, et surtout le dernier mémoire de Strasburger [2] nous les ont fait connaître. Mais, poursuivant un but tout autre, il ne m'a pas été possible de donner à ces questions si délicates une attention assez suivie pour les traiter dans leur ensemble. Je vais donc me contenter d'insister un peu sur un ou deux points, dont la connaissance exacte importe à l'étude de ces phénomènes, dans leurs rapports avec l'évolution fécondatrice des Ciliés.

Quand Bütschli publia ses recherches, l'étude de la karyomitose en était encore à ses débuts, et beaucoup de questions, que les cytologistes actuels débattent ardemment, n'étaient même pas encore

[1] Tout ce qui précède était rédigé depuis plus de trois mois, quand j'ai reçu les livraisons 50-52 des *Protozoa* de Bütschli. En comparant nos deux textes, on pourra voir que nous sommes arrivés, indépendamment l'un de l'autre, à des résultats et des conclusions complètement identiques.

[2] *Ueber Kern und Zelltheilung im Pflanzenreiche*, 1888.

posées. En outre, ses observations de détails furent surtout faites à l'aide du *Paramecium bursaria*. Cette espèce, qui, avec son volumineux micronucleus, est très avantageuse pour l'étude de certaines phases de la mitose, me semble au contraire défavorable pour celle des dernières phases. C'est évidemment sous l'influence de ces mauvaises conditions, que le savant cytologiste affirme[1] que les éléments chromatiques, après s'être divisés en deux groupes distincts, conservent leur structure en bâtonnets, et reconstituent directement des corpuscules fusiformes fibreux; autrement dit, passent sans transition de la phase dyaster à la phase aster, supprimant ainsi la phase spirem. Je dois avouer que, sur les quelques préparations du *Paramecium bursaria* en ma possession, les faits semblent bien d'accord avec cette manière de voir. Les corpuscules, résultant de la division du micronucleus, m'ont toujours apparu avec cet aspect fibreux, même lorsqu'ils sont encore reliés l'un à l'autre par un long boyau connectif. Mais je dois ajouter que le nombre de mes préparations était assez faible, et qu'il est fort possible que la phase dispirem se produise assez tôt, lorsque l'appareil connectif est encore peu développé. Elle aura ainsi très bien pu nous échapper, à Bütschli aussi bien qu'à moi. En outre, on sait que, chez cette espèce, le micronucleus, à l'état de repos, conserve souvent une structure fibrillaire assez nettement accusée. Cette particularité contribue peut-être encore à masquer la phase dispirem, en la rendant plus difficile à distinguer.

Quoi qu'il en soit, j'ai constaté très nettement l'existence de cette phase dispirem chez un certain nombre d'espèces, et il est fort probable qu'elle est universelle et constante. Ainsi, chez le *Paramecium caudatum* (pl. IX, fig. 14), on trouve fréquemment les deux nouveaux noyaux encore réunis par leur boyau connectif et avec une structure uniforme, d'apparence finement granuleuse et répondant parfaitement à l'état de spirem. Bien que je ne les aie pas dessinés à une échelle suffisante pour être reconnus, je dois dire que les petits

[1] *Studien*, etc., 1876, p. 147 et 193.

noyaux, reliés par un long filament connectif, de mes figures 7 et 9, planche XII, appartenant au *Paramecium aurelia*, correspondent également à la phase spirem. Chez le *Colpidium colpoda*, les figures 11 *d*, 12 *a*, 14 *d* et 15 *d*, pl. XIV, représentent aussi des noyaux à l'état de spirem. Je puis encore citer la *Leucophrys patula* (pl. XV, fig. 52-56 et 59), le *Cryptochilum nigricans* (pl. XVI, fig. 3), ainsi que l'*Euplotes patella* (pl. XIX, fig. 8 *c*). Chez toutes ces espèces, l'état spirem a un aspect finement granuleux, et il se colore uniformément, mais toujours avec peu d'intensité. Cette apparence granuleuse correspond évidemment à des filaments extrêmement ténus, pelotonnés et tassés les uns contre les autres, et dont nos moyens optiques ne nous permettent pas de suivre le cours.

Chez d'autres espèces, comme le *Loxophyllum fasciola* (pl. XVI, fig. 33), le *Spirostomum teres* (pl. XVII, fig. 2, 2 *b*, 4, 9 *a*, 13 et 14), l'*Onychodromus grandis* (pl. XVIII, fig. 16, 17, 22-24), et la *Stylonichia pustulata* (pl. XIX, fig. 6), l'état de spirem est toujours précédé par un retour à l'état compact homogène, vivement coloré par les teintures et correspondant à l'état de repos ordinaire du micronucleus chez ces espèces. La phase spirem (pl. XVIII, fig. 18 et 25 *a*), avec sa structure fine et délicate, succède immédiatement. Quand on suit la marche de cette condensation de la partie chromatique des nouveaux corpuscules micronucléaires (pl. XVIII, fig. 16 et 17), on se trouve forcément entraîné à considérer ce phénomène, comme une séparation complète entre les éléments chromatiques et le hyaloplasme du corpuscule mère. Cette dernière substance est éliminée dans le cordon connectif qui, comme nous le verrons plus loin, ne se réincorpore pas aux noyaux filles, mais disparaît par résorption. Ces petits noyaux compacts sont donc composés de chromatine pure[1], ce qui nous explique l'intensité avec laquelle les teintures les

[1] Boveri (*Jenaische Zeitschrift*, t. XXII, 1888, p. 724) n'admet pas l'existence d'éléments composés de chromatine pure et affirme qu'ils doivent toujours contenir, ou une couche corticale achromatique, ou une substance fondamentale achromatique, les pénétrant de toutes parts.

colorent. Plus tard, lorsqu'ils repassent à l'état spirem, une nouvelle trame de hyaloplasme se développe, en s'intercalant entre leurs éléments et les écartant; alors, ils perdent en grande partie cette puissante faculté de coloration.

Cet état homogène et compact n'est point un phénomène particulier au micronucleus des Ciliés. On en trouvera de nombreux exemples, appartenant au règne végétal et au règne animal, énumérés dans l'ouvrage de Strasburger cité plus haut[1].

L'appareil connectif, qui se développe après chaque mitose entre les deux nouveaux noyaux et les écarte, en les repoussant dans des directions opposées, prend, suivant les espèces, deux formes assez distinctes : 1° la forme en tube ou boyau ; 2° la forme en cordon.

La première forme (pl. IX, fig. 14, 19, 20 ; pl. X, fig. 27 ; pl. XI, fig. 43 ; pl. XIII, fig. 21, 22 ; pl. XIV, fig. 11 *d*, 16 *d*, 18 *d*, etc.) se retrouve surtout chez les Paramécies, les Colpidium, Leucophre, Crytochylum, Prorodon, Euplotes. La seconde forme (pl. XVI, fig. 33 ; pl. XVII, fig. 2 *b*, 9 *a*, 14 ; pl. XVIII, fig. 15-17, 30, 31, etc.) se rencontre chez les Spirostomes et les Oxytrichides. On trouvera, pages 190, 291 et 309, des descriptions détaillées de ces formes ; je n'ai donc pas besoin d'y revenir ici.

Les deux formes ont donc une même origine et dérivent de la membrane et des fibres hyalines du fuseau. Ces deux éléments, après la séparation et le recul vers les pôles des éléments chromatiques constitutifs des deux nouveaux noyaux, s'allongent fortement. Dans la forme en tube, la membrane se gonfle dans la région médiane et se rétrécit vers les deux extrémités, au point de jonction avec les noyaux. Pendant cette élongation et ce gonflement, les fibres hyalines primitives du fuseau disparaissent, en se fondant dans la membrane et contribuent ainsi à son accroissement. Très souvent il en persiste cependant une dernière, qui parcourt le boyau connectif d'un bout à l'autre (pl. IX, fig. 19 et 20 ; pl. XIX, fig. 7 *c*, 8 *e*).

[1] *Loc. cit.*, p. 247 et 248.

Chez certaines espèces, l'appareil connectif, arrivé à son maximum d'extension, se trouve réduit à cette fibre unique (pl. XIII, fig. 20 ; pl. XIV, fig. 8, 11 et 12), le tube s'étant effacé, soit en se résorbant, soit en cédant sa substance à ce mince cordon. Dans la seconde forme d'appareil connectif, la membrane reste toujours appliquée immédiatement sur le paquet des fibres hyalines et les enveloppe comme une gaine.

Le sort final des deux formes est le même, c'est-à-dire la disparition par résorption totale, mais en suivant une marche un peu différente. Avec la première forme, les nouveaux noyaux se détachent du tube connectif par un étranglement à leur point d'insertion. On rencontre donc fréquemment (pl. IX, fig. 20 ; pl. XIII, fig. 23 ; pl. XIV, fig. 11 *d*) des tubes connectifs encore parfaitement intacts, desquels l'un ou les deux noyaux sont déjà détachés. Ces tubes isolés disparaissent ensuite rapidement par résorption. — Avec la seconde forme, le cordon connectif s'étrangle au milieu de sa longueur (pl. XVII, fig. **14** ; pl. XVIII, fig. 16 et 17) et, tout d'abord, chacun des nouveaux noyaux emporte à sa suite une moitié du cordon, qui lui forme, sur le côté, une sorte d'appendice conique. Cet appendice se résorbe rapidement, laissant ainsi le petit noyau isolé et libre.

Chaque mitose est donc accompagnée d'une perte de substance pour les noyaux relativement considérable. Ici je me trouve en complet désaccord avec Bütschli[1]. Suivant lui, les deux noyaux filles emportent, chacun par moitié, la totalité de la substance du noyau mère. Les faits d'observation, sur lesquels il appuie sa manière de voir sont, à mon avis, bien défectueux. Ces observations se rapportent à des mitoses du *Paramecium bursaria* et du *Colpidium colpoda* (pl. VII, fig. 5-7, et pl. X, fig. 26-28 de son mémoire). Les états représentés ici répondent à des déformations, causées par le mode de préparation. Bütschli les a, en effet, obtenus en faisant diffluer, par écrasement dans l'eau, le corps des Infusoires. Ce procédé, par

[1] *Studien*, etc., p. 194-195.

trop primitif, ne pouvait donner que des images irrégulières, faussant les véritables rapports des choses.

Cette destruction, à chaque mitose, d'une assez grande portion des noyaux, nous prouve que les éléments chromatiques seuls représentent la partie essentielle de leur substance. Seuls ils se retrouvent dans leur intégrité, divisés par moitiés égales dans les deux noyaux filles. La membrane, le suc nucléaire, le hyaloplasme se transforment, jouent des rôles divers et accessoires, puis finissent par disparaître, pour se renouveler de toute pièce, par un procédé d'endosmose, à la prochaine mitose. Nous aurons plus d'une fois à revenir sur cette profonde différence entre ces divers éléments constitutifs du noyau : les uns jouissant d'une stabilité absolue, les autres dans un état de fluctuation perpétuelle.

D'ailleurs, des pertes de substance analogues, pendant la mitose, ont déjà été constatées par Strasburger [1] sur les noyaux des végétaux en général, par Berthold [2] sur les noyaux du Codium, par Flemming [3] sur les noyaux des spermatocytes de Salamandre et par Boveri [4] dans la formation des corpuscules polaires, chez l'*Ascaris megalocephala*. Ce phénomène, s'il n'est pas universel, a cependant une grande généralité. Flemming est disposé à lui attribuer une haute signification physiologique et pense que les parties, ainsi empruntées au noyau, vont s'incorporer dans le cytoplasme, transmettant à cette partie de la cellule les prédispositions héréditaires, dont le noyau est le substratum. Quant à moi, je suis complètement d'accord avec Strasburger pour repousser cette interprétation. Les tubes et cordons connectifs ne sont que des résidus de l'activité nucléaire pendant la mitose, exactement comme les corpuscules de rebut sont des résidus de l'activité fécondatrice du micronucleus. La substance des premiers a eu son rôle utile, pendant les premières

[1] *Zellbildung und Zelltheilung*, 3e édit., 1880, p. 205 ; *Id.; Ueber Kern und Zelltheilung*, etc., 1888, p. 159-160.

[2] *Mittheilungen aus der Zool. St. zu Neapel*, t. II, 1880.

[3] *Archiv für mikr. Anatomie*, t. XXIX, 1887, p. 424 et 435.

[4] *Jenaische Zeitschrift*, t. XXII, 1888, p. 714, pl. XIX, fig. 12-17.

phases de la mitose; celles-ci achevées, elle est devenue inutile, le noyau l'écarte et s'en débarrasse. Conservant encore en grande partie sa structure primitive, cette substance de résidu tombe dans le cytoplasme, où elle fond et disparaît, absorbée très probablement par un phénomène d'assimilation, identique à l'assimilation ordinaire de la nutrition. Rien donc de figuré et d'organisé, provenant de ces tubes et cordons connectifs, ne survit dans le cytoplasme.

Comment les noyaux filles réparent-ils cette perte de substance? Guignard et Strasburger, dans leurs belles recherches sur la mitose des noyaux chez les plantes, admettent la pénétration, l'invasion du cytoplasme ambiant, fournissant ainsi au noyau la substance des fibres hyalines du fuseau. Je dois déclarer, qu'en ce qui concerne les micronucleus des Ciliés, je n'ai jamais observé aucun fait qui, de plus ou moins loin, puisse se rattacher à une pénétration d'éléments figurés et organisés dans leur cavité. A tous les moments de leur existence et de leur évolution, on les trouve toujours très nettement délimités et séparés du cytoplasme ambiant. Leur membrane enveloppante, pendant toute la prophase, est toujours nettement existante et apparaît même d'autant plus clairement différenciée que les noyaux sont dans une période plus active d'accroissement. Suivant moi, cet accroissement ne se fait pas par l'introduction et l'incorporation de substances figurées, préformées; mais bien plutôt par des phénomènes d'endosmose, qui doivent nécessairement exister en tout temps entre le noyau et le cytoplasme. Celui-ci cède ainsi, sous forme liquide, à l'état de dissolution, des matériaux qui, arrivés à l'intérieur des noyaux, s'y précipitent et s'y organisent. Il y a donc là un simple phénomène de nutrition par dialyse. C'est par ce processus physico-chimique que les noyaux réparent leurs pertes après chaque mitose et reconstituent les éléments nécessaires à une nouvelle évolution.

Dans la série de mitoses qui constituent l'évolution karyogamique des Ciliés, les processus de réparation sont loin de compenser intégralement les déficits, causés par chacune des divisions. Aussi voyons-

nous le volume des corpuscules micronucléaires décroître graduellement, pendant les trois mitoses qui précèdent et amènent la formation du pronucleus. Les divisions se succèdent, en effet, trop rapidement pour qu'entre chacune d'elles il y ait régénération complète des parties perdues. La dialyse nutritive réussit seulement à pourvoir les noyaux des parties nécessaires à la suite de l'évolution micronucléaire, mais ne leur permet pas de s'accroître.

Tout ce que nous avons dit plus haut sur l'élimination de l'appareil connectif, et surtout sur les petits noyaux à structure compacte semble bien démontrer que la seule partie essentielle du micronucleus, celle qui sert de substratum à ses propriétés fonctionnelles, est la chromatine. Cette conclusion ressort déjà d'ailleurs du fait de l'existence de micronucleus à l'état de repos, dans lesquels on ne constate rien autre chose qu'une petite masse compacte de chromatine. Ces micronucleus, on le sait, ne sont pas rares chez les Ciliés. Cette petite masse de chromatine renferme donc en elle le principe de toutes les propriétés du micronucleus. Lorsque celui-ci doit entrer en activité, elle se développe et s'accroît, en modifiant sa structure et s'incorporant des éléments hyaloplasmiques, avec lesquels, cependant, elle ne se mélange pas, mais dont le concours lui permet d'accomplir ses fonctions. Mais je ne veux pas insister plus longuement ici sur ces considérations, au sujet desquelles nous aurons à revenir, lorsque nous serons arrivés au chapitre de la fécondation [1].

[1] Depuis la rédaction de ce chapitre, j'ai reçu les livraisons des *Protozoa* de Bütschli, dans lesquelles (p. 1532 et suiv.) le savant professeur d'Heidelberg résume ses idées sur la mitose des micronucleus. Il y reproduit les opinions que j'ai critiquées plus haut; mais, ce qui est une erreur plus grave, il décrit les formes du stade d'accroissement A de la conjugaison, comme une phase de la mitose, et confond ainsi deux évolutions complètement différentes. Les formes variées, que les micronucleus, en s'accroissant, prennent au début de la conjugaison, n'ont rien à voir avec les phases de leur mitose et, vouloir les faire rentrer dans la série de phénomènes évolutifs de cette dernière, entraîne nécessairement des confusions inextricables. C'est ce qui est arrivé à Bütschli, qui s'étend longuement sur des formes et des développements étrangers à l'évolution mitosique. Il en résulte que sa description des premières phases de cette évolution est très inexacte. Pour donner une description

XIX. CONDITIONS ET CAUSES DÉTERMINANTES DE LA CONJUGAISON.

Balbiani[1] qui, sous l'inuflence de ses idées préconçues, recherchait à tout prix des analogies avec les phénomènes sexuels chez les animaux supérieurs, affirme dogmatiquement que les infusoires obéissent également aux variations de la température et aux changements des saisons et, par conséquent, ont des époques de l'année exclusivement réservées à l'exercice de leurs fonctions dites sexuelles. Il nous promet même d'abondants détails sur cette intéressante question. Mais il oublie si bien sa promesse qu'il n'en souffle plus mot, ni dans le travail cité ici, ni dans les suivants.

Stein, au contraire[2] et avec raison, refuse toute influence aux saisons de l'année, et par suite, aux variations annuelles de la température, sur l'apparition de ces phénomènes. On rencontre, en effet, des conjugaisons pendant tous les mois. Mais il se trompe, en supposant que des circonstances extérieures, plus ou moins favorables et encore inconnues, agissent d'une façon particulière pour chaque espèce. Il se trompe également, en affirmant[3] que les épidémies de conjugaisons peuvent apparaître à un moment quelconque du développement des infusoires et que, par conséquent, tous les individus, quels qu'ils soient, sont aptes à contracter des accouplements. Stein n'avait par devers lui aucune expérience, pouvant servir de base à cette manière de voir et la simple observation des épidémies, telles qu'elles apparaissent dans nos petits aquariums, eût dû suffire pour éveiller ses doutes.

typique et complète d'une mitose micronucléaire, il ne fallait pas prendre comme modèle celle du stade B, venant après l'accroissement du stade A. Elle est, en effet, un peu modifiée dans sa première phase, et le passage de A en B est assez difficile à démêler. Mais en choisissant un quelconque des autres stades de division, cette difficulté se trouvait écartée et la série régulière des phases de division s'y reconnaît sans peine.

[1] *Phénomènes sexuels*, 1860, p. 56 et 57.

[2] *Der Organismus*, etc., t. II, 1867, p. 67.

[3] *Der Organismus*, etc., t. II, 1867, p. 49.

Everts[1], voulant éprouver l'influence de l'évaporation lente sur la conjugaison des Vorticelles, institua quelques expériences qui, mieux interprétées, l'auraient conduit à une découverte intéressante. Il puisait dans son aquarium une petite quantité d'eau contenant des Vorticelles et laissait cette eau s'évaporer lentement. Ces isolements, répétés plusieurs fois, eurent toujours pour résultat final une abondante production de conjugaisons, tandis qu'aucun couple ne se montra dans l'aquarium. Everts en conclut que la raréfaction de l'eau était la cause de ces accouplements et bâtit là-dessus une théorie de la conjugaison, si erronée, qu'il est inutile de la discuter aujourd'hui. Son erreur n'était guère moindre en attribuant à l'évaporation de l'eau une influence sur la formation des conjugaisons. Comme nous le verrons plus loin, ses Vorticelles se conjuguèrent beaucoup, parce que, placées dans un milieu étroit, elles en eurent bientôt épuisé la nourriture disponible. L'absence d'aliments, et non l'évaporation de l'eau, fut la cause occasionnelle déterminant leurs accouplements.

Everts fit encore quelques autres expériences en élevant ou abaissant la température, qui, naturellement, ne lui donnèrent aucun résultat.

Bütschli, de tous les observateurs, est celui qui s'est le plus préoccupé des causes et conditions de la conjugaison[2]. Il expérimenta pour vérifier l'influence de la lumière et n'en obtint rien. Supposant, avec beaucoup de sagacité, que la diversité d'origine pouvait jouer un rôle important, il fit des mélanges d'infusoires pris en des sources différentes. Mais ces mélanges ne lui donnèrent aucun résultat, parce que quelques-unes des autres conditions, nécessaires à la conjugaison, ne s'y trouvaient pas remplies. Enfin, une expérience fort intéressante faite par lui avec le *Paramecium putrinum*, le conduisit à admettre une alternance entre la multiplication fissipare, se poursuivant pendant une série de générations indéterminée plus ou

[1] *Zeit. f. wiss. Zoologie*, t. XXIII, 1873, p. 610.
[2] *Studien*, etc., 1876, p. 54.

moins longue, et la conjugaison, venant de temps à autre interrompre ces séries. Cette idée d'une alternance cyclique entre les générations agames fissipares et une génération dite sexuée, considérée comme cause et raison d'être de la conjugaison, n'était pas nouvelle. Nous la trouvons déjà très nettement formulée par Claparède et Lachmann[1], ainsi que par Balbiani[2]; mais seulement à titre d'hypothèse et sans preuve expérimentale.

Voici en quoi consiste l'expérience de Bütschli. Le 9 novembre 1874, il isola, réunis dans un verre de montre, avec une petite quantité d'eau, quelques couples encore conjugués du *Paramecium putrinum* et leur donna pour nourriture de petits fragments de fibres musculaires. Le 10, les syzygies se désunirent et, le 11, commencèrent les premières bipartitions, qui se succédèrent rapidement les jours suivants, amenant une grande multiplication d'individus. Le 14, réapparurent de nombreuses conjugaisons. Quatre de ces nouveaux couples furent encore isolés, puis se multiplièrent, et le 24, parmi les centaines d'individus existants, apparurent une seconde fois quelques accouplements. L'alternance entre les générations fissipares et la conjugaison ressort nettement de cette expérience, sur laquelle nous reviendrons encore plus loin.

Cet aperçu historique nous permet déjà d'affirmer que les influences physiques extérieures ne jouent aucun rôle déterminant dans l'apparition de la conjugaison, autrement dit, que le rajeunissement karyogamique des Ciliés est complètement indépendant des conditions extérieures. Il s'agit donc maintenant d'éclaircir et de préciser les conditions internes qui président à ses manifestations.

De ces conditions internes, l'une est simplement occasionnelle, les autres sont organiques. Nous allons commencer par l'étude de la première.

Nous connaissons déjà cette première condition pour en avoir parlé

[1] *Annales des sciences naturelles, Zoologie*, t. VIII, 1857, p. 240-241; *Id.*, *Études*, etc., 2e partie, p. 271-272.

[2] *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. L, 1860, p. 1191.

dans le chapitre sur les méthodes de recherches. Elle peut se formuler ainsi: les infusoires, arrivés à maturité karyogamique, s'accouplent seulement lorsqu'ils sont privés de nourriture. On peut, en effet, les empêcher indéfiniment, et à toutes les périodes de leur existence, de contracter des accouplements, en les plaçant dans des milieux toujours abondamment pourvus d'aliments. C'est ainsi que, dans mes études sur leur multiplication [1], j'ai réussi, chez plusieurs espèces, à les faire se reproduire pendant plusieurs centaines de générations agames et à les conduire finalement à un épuisement sénil complet, entraînant fatalement leur mort. Quand, au contraire, j'ai voulu obtenir des conjugaisons, il m'a suffi de prendre des individus remplissant les autres conditions que j'appelle organiques, de les isoler et de les laisser jeûner, pour les voir immédiatement se rechercher et s'unir. J'ai constamment usé de ce procédé, pour me procurer toutes les syzygies qui m'ont servi dans le présent travail. Je puis donc affirmer que l'expérience a été renouvelée des centaines de fois et toujours avec le même succès et le même résultat. On n'a, d'ailleurs, qu'à revoir, à chacune des espèces dont j'ai étudié la conjugaison, comment je m'y suis pris pour me procurer les matériaux de travail et on sera immédiatement édifié sur la généralité absolue de cette condition occasionnelle. Jusqu'ici, je n'ai, en effet, pas rencontré une seule espèce y faisant exception.

On doit comprendre maintenant pourquoi j'appelle occasionnelle cette première condition. C'est à la suite, à l'occasion d'une disette de vivres, que les Infusoires s'accouplent. Cette disette ne doit évidemment modifier, en rien d'essentiel, l'état organique interne des Infusoires en expérience, pas plus d'ailleurs que la condition opposée, c'est-à-dire une abondante et riche alimentation. Mais, dans le premier cas, ils s'accoupleront de suite et, dans le second, ils s'y refuseront complètement. La privation d'aliments agit donc indirectement et occasionnellement sur leur activité karyogamique. Une

[1] *Archives de zoologie*, t. VI, 1888, p. 165-277.

riche alimentation endort l'appétit conjugant; le jeûne, au contraire, l'éveille et l'excite.

En quoi consiste et de quelle nature est cette excitation? Dans l'état actuel de nos connaissances, je crois que nous ne possédons aucune donnée positive nous permettant de tenter une explication tant soit peu plausible. Il vaut donc mieux, pour le moment, se contenter de poser le problème et laisser à l'avenir son explication. Mais, en attendant, nous pouvons toujours faire, avec les phénomènes analogues, des rapprochements, qui démontreront leur grande généralité dans le monde vivant. Depuis longtemps, en effet, les botanistes et les horticulteurs savent[1] que les plantes trop abondamment nourries tendent à pousser trop en bois et en feuilles et ne fleurissent pas si tôt, ou donnent peu de fruits; tandis que les individus de la même espèce, moins abondamment nourris, ont souvent plus de disposition à fleurir. Les jardiniers, pour combattre la tendance exagérée à l'accroissement végétatif au détriment de la production des fruits, retranchent des racines, ou bien font de larges incisions sur le tronc et, en réduisant ainsi l'alimentation, ils réussissent à faire multiplier les fleurs et les fruits. Le docteur Eidam a étudié[2] un curieux petit champignon de la famille des Entomophtorées, le *Basidiobolus ranarum*. Lorsqu'il semait ses conidies dans un milieu riche en aliments, elles développaient beaucoup de mycélium et produisaient à la fois des conidies et des zygospores; mais lorsqu'elles germaient dans un milieu épuisé, leur mycélium, extrêmement réduit, donnait immédiatement et exclusivement naissance à des zygospores, formées par la copulation de deux gamètes. Enfin, je citerai encore les curieuses expériences de Keller sur le Phylloxera[3], auquel il fait prendre, bien avant l'époque normale, la forme ailée et sexuée, en lui supprimant les aliments.

Ces faits, parfaitement concordants, empruntés à des êtres appar-

[1] A. P. de Candolle, *Physiologie végétale*, 1832, t. II, p. 469.
[2] *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, von Kohn, t. IV, 1887, p. 224.
[3] *Zoologischer Anzeiger*, t. X, 1887, p. 583.

tenant à des groupes si éloignés les uns des autres, prouvent bien que nous nous trouvons en face de phénomènes d'une grande généralité et qui, par conséquent, doivent avoir une profonde signification physiologique. Minot [1] pense nous en donner l'explication, en affirmant que la nutrition et la reproduction sont opposées l'une à l'autre et que la nutrition insuffisante détermine l'effort de la reproduction. Mais cette prétendue explication ne contient qu'une simple définition des faits observés et ne nous apprend rien sur leurs causes intimes et essentielles.

Ce jeûne, préalable à la conjugaison des Ciliés, explique tout naturellement un phénomène qui, à mon avis, a été mal compris jusqu'ici. Il s'agit de la taille réduite des gamètes chez certaines espèces. On a considéré cette réduction de taille comme un signe de l'affaiblissement de l'organisme, causé par la succession des générations agames. Pour justifier cette interprétation, il eût fallu d'abord prouver la généralité de cette diminution de taille. Mais il est beaucoup d'espèces, chez lesquelles on ne constate rien de tel, et même chez quelques-unes des espèces, où elle s'accuse très nettement, il n'est pas rare de rencontrer des gamètes ayant conservé la taille normale. Afin d'éviter les répétitions inutiles, je renverrai ici aux articles consacrés à chacune des espèces étudiées par moi, et l'on y verra que cette réduction de taille n'existe pas chez le *Paramecium bursaria*, le *Colpidium colpoda*, le *Glaucoma scintillans*, le *Chilodon uncinatus*, le *Cryptochilum nigricans*, la *Stylonichia pustulata* et l'*Euplotes patella ;* tandis qu'au contraire elle est très marquée chez le *Paramecium caudatum*, le *Paramecium aurelia*, le *Loxophyllum fasciola*, le *Spirostomum teres*, le *Climacostomum virens*, l'*Onychodromus grandis*, et surtout chez la *Leucophrys patula*, le *Prorodon teres*, le *Didinium nasutum* et l'*Enchelys farcimen*. Ces quatre dernières espèces, qui, de toutes celles étudiées jusqu'ici, montrent ce phénomène de réduction de taille sous sa forme la plus accentuée, vont nous per-

[1] *Bulletin scientifique du département du Nord*, 1884-85, p. 64. Trad. du journal *Science*, t. IV, 1884, New-York.

mettre de comprendre et d'expliquer la marche du processus chez toutes les autres.

Nous nous rappelons, en effet, que, lorsque, poussées par la disette de vivres, elles se disposent à la conjugaison, elles commencent par se fissiparer jusqu'à quatre et cinq fois de suite, et donnent ainsi naissance à des rejetons de taille naine, destinés à jouer le rôle de gamètes. Je suis persuadé, sans en avoir la preuve expérimentale, que chez les autres espèces, comme les Paramécies, la fissiparité intervient également avec le jeûne, chez les individus prêts à la conjugaison. Mais, au lieu d'une série de divisions, il ne s'en produit qu'une seule, non suivie, bien entendu, d'accroissement végétatif. Cette unique division est assez difficile à constater par l'observation directe ; mais elle suffit pour rendre compte de la diminution de taille de ces espèces. Elles ont d'ailleurs amplement le temps de l'effectuer pendant la période de jeûne, car celle-ci dure toujours assez longtemps et, chez l'*Onychodromus grandis*, je l'ai vue se prolonger au delà de vingt-quatre heures. Je considère donc comme une loi générale, chez les Ciliés, l'existence d'une ou plusieurs divisions fissipares non suivies d'accroissement végétatif, servant de préambule à la conjugaison.

La formation des microgamètes, chez les Vorticellides, est encore une des conséquences de cette loi. Ces microgamètes sont les homologues des petits rejetons de la *Leucophrys*, du *Didinium* et de l'*Enchelys*. Si, chez les Vorticellides, un seul des conjoints doit son origine à ces divisions successives et répétées, la cause en est due probablement à une adaptation particulière de cette loi, causée par l'état de fixation des Vorticellides. Cette multiplication de petites gamètes mobiles facilite et assure leur rencontre avec les grosses gamètes immobiles.

Nous arrivons maintenant à l'examen des causes et conditions organiques de la conjugaison. Elles peuvent se résumer sous les trois chefs suivants : 1° l'évolution en cycle des générations ; 2° la maturité karyogamique ; 3° la fécondation croisée.

L'idée d'une évolution alternante enveloppant les générations des Infusoires dans un cycle est, comme nous l'avons vu plus haut, déjà assez ancienne et paraît avoir été émise pour la première fois par Claparède et Lachmann. Bütschli, avons-nous également vu, est jusqu'ici le seul observateur, qui ait apporté une expérience probante à son appui. Cette idée était des plus justes, et dans mon travail sur la *multiplication des Ciliés*, cité plus haut, je crois en avoir démontré surabondamment l'exactitude. Les Infusoires se multiplient par voie agame, au moyen de la division fissipare. Mais ce mode de propagation ne peut se prolonger indéfiniment. Après un certain nombre de ces générations agames, l'organisme se détériore et s'use ; la dégénérescence sénile attaque l'un après l'autre ses organes essentiels, en affaiblissant de plus en plus les générations successives, puis finalement les fait descendre dans un état de dégradation si profond, qu'elles perdent toute faculté de s'entretenir et disparaissent par dissolution totale de leur être. Cette dissolution représente la mort par vieillesse des Infusoires. Chez cinq espèces, j'ai suivi jusqu'au bout ces séries de générations agames, en observant les dégradations concomitantes de la dégénérescence, et je les ai ainsi conduites jusqu'à leur mort naturelle.

Si les Infusoires ciliés n'avaient donc d'autre moyen de maintenir leur espèce que la division fissipare, ils seraient disparus depuis longtemps sans laisser de trace. Mais c'est ici qu'intervient la conjugaison, complétant le cycle de leur évolution. Elle ne se produit d'une façon utile et féconde qu'aux époques de maturité karyogamique.

Toutes mes expériences et mes observations me font, en effet, admettre comme bien prouvé l'existence, dans la série des générations agames, d'une période de maturité karyogamique, de puberté, si l'on veut. C'est pendant cette période seulement que peuvent s'effectuer les accouplements féconds. A l'appui de cette manière de voir, je renverrai plus haut à mes nombreuses expériences sur la *Leucophrys patula* (p. 251-53), l'*Onychodromus grandis* (p. 300-302) et la

Stylonichia pustulata (p. 323). On y verra les accouplements féconds apparaître seulement après la 300ᵉ génération chez la première de ces espèces, après la 140ᵉ chez la seconde et après la 130ᵉ chez la troisième. Avant ces époques, on peut disposer ces Infusoires, en leur faisant remplir toutes les autres conditions favorables à la conjugaison, sans leur voir contracter d'unions. A partir, au contraire, de cette époque, s'étend une période de durée variable avec chaque espèce, où, les autres conditions remplies, on obtient de nombreux accouplements féconds. Mes observations m'ont permis d'estimer que cette période *eugamique* se prolonge chez la *Leucophrys patula* jusque vers la 450ᵉ génération, chez l'*Onychodromus* vers la 230ᵉ génération et chez la *Stylonichia pustulata* vers la 170ᵉ à 180ᵉ génération. Ces chiffres limites sont des chiffres minima, et il est possible et même probable que, pour beaucoup d'individus, la période favorable persiste encore pendant un certain nombre de générations, tandis que, pour beaucoup d'autres, elle est irrémédiablement échue. Les dégradations de la dégénérescence sénile, qui mettent fin à cette période eugamique, ne se font pas, en effet, sentir avec une simultanéité absolue chez tous les représentants d'un même cycle de générations. Chez la *Stylonichia pustulata*, où j'ai suivi la marche de cette dégénérescence avec le plus de précision [1], j'ai pu constater la présence de quelques dégénérées dès la 100ᵉ génération ; mais elle est devenue générale seulement après la 200ᵉ.

La limite extrême de cette période eugamique est d'autant plus difficile à préciser, qu'il est des espèces, comme les trois précédentes, qui, bien que devenues impropres au rajeunissement, n'en continuent pas moins à contracter des accouplements, lesquels, bien entendu, demeurent stériles et entraînent la mort des gamètes. J'ai étudié ces unions stériles chez l'Onychodrome et plus particulièrement chez la *Stylonichia pustulata* (p. 301 et 329), où je les ai vues se continuer jusqu'à la veille de l'extinction suprême d'un cycle. La

[1] *Loc. cit.*, p. 210.

première apparition de ces conjugaisons stériles peut cependant être constatée avec assez d'exactitude. Elles s'effectuent, en effet, aussi bien entre individus appartenant à un même cycle ou proches parents, qu'entre individus étrangers l'un à l'autre et provenant de cycles différents. Lors donc que, dans une culture isolée, on voit apparaître, sur les préparations non mélangées, ne contenant que des individus proches parents, des conjugaisons entre ces individus, on peut affirmer que la dégénérescence sénile a commencé son œuvre de dégradation dans cette culture.

Existe-t-il quelque caractère morphologique particulier au début de la bonne période de maturité fécondatrice ? Jusqu'ici, je n'ai rien observé de tel chez la plupart des espèces étudiées. Mais il m'a semblé que, chez les Oxytrichides, la réduction des micronucleus au chiffre de deux était caractéristique de cet état. Je l'ai constaté ainsi chez l'*Onychodromus* et la *Stylonichia pustulata*, tandis que, de son côté, Bütschli l'a également remarqué chez la *Stylonichia mytilus*. Ces trois espèces peuvent avoir jusqu'à six à huit micronucleus, mais se conjuguent extrêmement rarement avec plus de deux. Sans en avoir fait la vérification expérimentale, je crois cependant que cette réduction s'opère graduellement pendant les générations précédant la période eugamique. D'un autre côté, il est bien établi par les observations de Balbiani, de Bütschli et les miennes, qu'aucune réduction de cette espèce ne se produit chez les Hétérotriches. Quant à la fin de la période eugamique, elle est toujours marquée par des dégradations organiques, dont la description détaillée se trouve dans mes études sur la dégénérescence sénile et ses effets.

La théorie de la maturité karyogamique, telle que je viens de la présenter, est, comme on a pu le voir, basée sur d'assez nombreuses expériences, toutes parfaitement concordantes entre elles. Mais je dois rappeler que j'ai recueilli moi-même trois expériences, faites sur la *Leucophrys patula* (p. 254), un peu en désaccord. Des mélanges, composés d'ex-conjuguées peu anciennes, ont donné des accouplements pour la plupart stériles, il est vrai, mais dont un fut l'origine

de cycles de générations fécondes. En outre, l'expérience de Bütschli avec le *Paramecium putrinum*, mentionnée plus haut, est également un peu contradictoire. Le temps écoulé entre chacune de ses expériences de conjugaison et la suivante est bien court, et, entre la première et la seconde, il n'a pas dû se produire plus de 15 à 20 générations fissipares et 30 à 35 entre la seconde et la troisième. Ce sont là des cycles d'une brièveté bien extraordinaire, comparée à la longue durée des cycles chez les espèces étudiées par moi. Aussi, dois-je avouer que, tout d'abord, doutant de l'exactitude de cette observation, j'ai écrit à M. Bütschli, pour lui demander s'il avait la certitude de ne pas avoir introduit, dans ses verres de montre, des individus non conjugués, à côté des couples qu'il isolait. Les descendants de ces individus nous auraient alors donné une facile explication de la seconde et de la troisième épidémie de conjugaison. Mais le savant professeur m'a assuré qu'il avait pris le plus grand soin d'écarter tous les individus non conjugués. Dès lors, il nous faut bien tenir compte de cette expérience et avouer que si l'existence d'une alternance cyclique entre les générations agames et la conjugaison est indiscutable, des recherches sont encore nécessaires pour bien connaître l'étendue de ces cycles et leur mode d'évoluer. Il n'est pas douteux que leur longueur varie d'une espèce à l'autre, et peut-être aussi devrons-nous admettre que, dans certaines conditions encore mal connues, ils peuvent être considérablement abrégés chez une même espèce.

Il nous reste encore à dire quelques mots de la troisième condition organique : la fécondation croisée. Les expériences, sur lesquelles je me suis basé pour formuler cette loi, sont au nombre de plusieurs centaines parfaitement concordantes, mais ne portent que sur les quatre espèces suivantes : la *Leucophrys patula*, l'*Onychodromus grandis*, la *Stylonichia pustulata* et le *Loxophyllum fasciola*. On n'a qu'à relire les chapitres qui leur sont consacrés et on y trouvera le détail de ces expériences. Tant que ces Infusoires ont été aptes à contracter des unions fécondes, ils ne se sont jamais conjugués

qu'entre individus mélangés appartenant à des cycles distincts. Sur les nombreuses préparations d'individus proches parents et non mélangés, le jeûne auquel je les soumettais s'est toujours terminé, ou bien par l'enkystement, ou bien par la mort par inanition. Ce ne fut que plus tard, lorsque la dégénérescence sénile eut commencé à attaquer mes cultures, que je vis apparaître des syzygies, sur ces préparations de proches parents. Mais toutes ces dernières conjugaisons aboutirent à la mort des ex-conjugués qui, après s'être désunis, ne réussirent pas à continuer leur évolution et à se réorganiser. Ces accouplements sont donc des phénomènes pathologiques causés par la dégénérescence sénile. Cette fécondation croisée répond-elle à une nécessité générale et absolue chez tous les Ciliés ? Je ne voudrais pas l'affirmer. Il faudrait pour cela avoir expérimenté sur un beaucoup plus grand nombre d'espèces. Il n'en est pas moins constant que nous pouvons affirmer, chez les Ciliés, l'existence de cette loi du croisement des éléments fécondateurs d'origines distinctes, dont les effets et l'importance ont été si bien étudiés par les botanistes.

Maintenant que nous connaissons les causes et conditions déterminantes de la conjugaison, nous pouvons essayer de donner une explication de son mode d'apparition, sous forme épidémique. Tous les observateurs, en effet, qui se sont occupés de ce phénomène, ont constaté qu'elle se développait tout à coup dans leurs petits aquariums, en se généralisant très rapidement. La veille, on ne rencontrait pas une seule syzygie ; le lendemain elles sont nombreuses et, le surlendemain, la grande majorité des individus est accouplée. Voici comment je comprends ce phénomène.

Lorsque nous voulons nous procurer des Infusoires en grand nombre, nous disposons un petit aquarium en y mettant macérer, soit des substances sèches à infusion, telles que du foin, soit des débris végétaux, recueillis au dehors dans les eaux stagnantes. Ces substances organiques se décomposent rapidement et donnent lieu à un riche développement de Bactériacées. Les Infusoires, présents

dans l'eau de l'aquarium, se nourrissent de ces microphytes et se multiplient à leur tour. Tout d'abord il s'établit une concurrence vitale entre les espèces représentées. Cette concurrence se termine par le triomphe des mieux armées pour la lutte, qui arrivent ainsi à pulluler dans ce milieu étroit. Mais bientôt après, la source des aliments n'étant pas renouvelée, ceux-ci deviennent de moins en moins abondants, pour finir par manquer totalement. A ce moment, on peut se trouver en présence de plusieurs alternatives. Ou bien la multitude d'Infusoires présents descend d'un progéniteur unique et, par suite, tous ces individus étant proches parents ne se conjugueront pas. Ou bien encore, cette multitude descend de progéniteurs appartenant à des cycles distincts, mais non encore arrivés à maturité karyogamique, et les conjugaisons feront également défaut. Cette absence de conjugaison, même après le plus riche développement d'une infusion, est bien connue de tous ceux qui ont recherché des matériaux pour l'étude de ces phénomènes. Enfin, dans une troisième alternative, cette multitude, provenant de cycles distincts, sera arrivée à maturité karyogamique, et alors nous obtenons une épidémie de syzygies. On le voit, les effets consécutifs de la privation d'aliments, de l'alternance cyclique, de la maturité karyogamique et de la fécondation croisée, découlent les uns des autres dans un enchaînement parfait.

XX. PHÉNOMÈNES EXTERNES DE LA CONJUGAISON.

Lorsqu'un groupe nombreux d'Infusoires de la même espèce se trouve remplir les conditions déterminantes de la conjugaison, on voit ces animalcules se livrer à des mouvements et entrer dans une agitation, dont on a beaucoup exagéré la portée. Balbiani, en effet, toujours en quête d'analogies avec les animaux supérieurs, nous a donné [1] une description animée de ces mouvements, à laquelle l'imagination poétique a contribué au moins autant que

[1] *Phénomènes sexuels*, 1861, p. 66, et *Journal de micrographie*, t. V, 1881, p. 476.

l'observation exacte et scientifique. Cette description a eu le plus grand succès auprès des philosophes et des psychologues [1] qui s'en sont emparé, pensant retrouver là, chez ces microzoaires, les rudiments d'instincts et de facultés psychiques des êtres supérieurs. Comme il y a beaucoup d'inexactitudes et d'exagérations dans tout cela, il n'est que temps de calmer cet enthousiasme et de ramener les faits et leur interprétation à une mesure plus exacte.

En réalité, Balbiani n'a observé les mouvements en question que chez le *Paramecium* (*aurelia*) *caudatum*. J'ai également suivi moi-même cette espèce nombre de fois pendant les apprêts de l'accouplement. Elle manifeste, en effet, à ce moment, une assez grande agitation. On la voit aller, venir, changeant rapidement de direction. Elle s'approche et se heurte à ses congénères, s'arrête près d'eux, les palpe un instant avec ses cils, puis les quitte, prend les positions les plus variées, et finalement, quand deux individus également prêts à l'union viennent à se rencontrer, ils s'affrontent par leurs extrémités antérieures, puis les deux corps se rapprochent, en s'accolant dans toute leur longueur, à l'exception des extrémités postérieures, et l'union se trouve ainsi définitivement effectuée. Ces manœuvres ne durent jamais bien longtemps, tout au plus un quart d'heure ou une demi-heure, entre individus à maturité karyogamique parfaite. Mais, jamais tous les individus d'un groupe ne se trouvent dans ce cas simultanément. De là les tentatives d'accouplement que l'on voit échouer et se terminer par la séparation d'individus, allant chercher ailleurs un autre conjoint.

Tels sont les phénomènes dans lesquels on a prétendu reconnaître une manifestation d'instinct sexuel, analogue à celle qui caractérise, chez les animaux supérieurs, la période du *rut*. Le mot y est. Il fallait réellement le vouloir à tout prix pour retrouver là de pareilles analogies. Le rut, dont nous ne connaissons les manifestations extérieures et psychiques un peu exactement que chez les

[1] Binet, *Revue philosophique*, t. XXIV, 1887, et *Études de psychologie expérimentale*. Paris, 1888, in-18, p. 172 et suiv.

mammifères, est un phénomène réflexe concomitant et probablement consécutif à la maturation de la vésicule de de Graaff. C'est donc un phénomène particulier et spécial aux femelles du groupe le plus élevé de la série animale. Il n'y a pas de rut pour les mâles qui, eux, sont toujours prêts à ressentir l'excitation sexuelle dès qu'ils se trouvent en contact avec une femelle tombée dans cet état. Quel rapport, quelle ressemblance peuvent bien exister entre ces phénomènes, résultats et conséquences d'une haute organisation, et l'agitation de nos Infusoires unicellulaires? Pour moi je les cherche en vain et ne puis en trouver aucun.

Cette agitation s'explique d'ailleurs des plus naturellement. Dans le chapitre précédent, nous avons vu que les Infusoires, même en pleine maturité karyogamique, ne se recherchent et s'accouplent qu'après un assez long jeûne, causé par l'épuisement des aliments de leur milieu ambiant. La disette d'aliments, tel est le seul et véritable motif de la grande agitation dans laquelle on les voit alors. Tous les Infusoires sans aucune exception, même les plus sédentaires, et à quelque moment de leur existence qu'on les prenne, entrent ainsi dans une vive agitation, dès que la famine se fait sentir dans les petits aquariums, où nous les cultivons. Lorsqu'une infusion richement peuplée commence à s'épuiser, les animalcules se rassemblent toujours en formant ces nuages blanchâtres qu'on nous décrit comme les préambules de la conjugaison ; et cependant, si les autres conditions d'une épidémie de conjugaison ne se trouvent pas remplies, il ne se formera aucun couple. La faim est donc la cause première et unique de cette agitation. Plus tard seulement arrivent les véritables manœuvres de la conjugaison, lesquelles ne sont jamais bien longues.

Deux gamètes, dans leurs mouvements de vive agitation, se rencontrent, entrent en contact, se touchent un instant en paraissant, pour ainsi dire, se tâter avec leurs cils ou cirres vibratiles, se mettent en position en s'affrontant par leurs extrémités antérieures : tels sont les seuls vrais préludes de l'accouplement. Tout

cela dure quelques minutes et, après un quart d'heure, on les trouve déjà dans l'attitude de l'union définitive.

Mais à ce dernier moment même, tant qu'il ne s'est pas encore établi une solide soudure organique entre les deux conjoints, il suffirait de leur donner une abondante pâture pour les voir se séparer immédiatement et recommencer une nouvelle période d'accroissement végétatif et de multiplications agames. Ce prétendu *instinct supérieur* qui, dit-on, les pousse irrésistiblement à contracter des unions dites sexuelles, disparaît et s'évanouit dès qu'ils trouvent à satisfaire leur appétit. Je l'ai démontré expérimentalement dans mes recherches sur leur multiplication, on peut, en leur donnant constamment une abondante nourriture, les empêcher de jamais songer à s'accoupler et les conduire ainsi jusqu'à la dégénérescence sénile, qui les voue irrémédiablement à la mort.

En résumé, on a beaucoup exagéré la puissance et l'énergie de l'impulsion dite sexuelle, chez ces petits êtres. Cette impulsion existe bien incontestablement, mais elle ne revêt aucune des formes sous lesquelles nous la voyons se produire chez les animaux supérieurs. Ses manifestations sont beaucoup plus simples et en rapport d'ailleurs avec la simplicité de leur organisation.

Sur l'attitude que prennent les gamètes pendant la syzygie, je n'ai pas grand'chose à ajouter à ce qu'en ont dit Balbiani[1], Stein[2], et Bütschli[3]. On trouvera, d'ailleurs, à chacune des espèces étudiées par moi, des détails circonstanciés pour chacune d'elles. Je veux simplement ici appeler l'attention sur un point assez important, qui me paraît avoir échappé à mes prédécesseurs.

Chez tous les Ciliés observés jusqu'ici en syzygie, le premier point de contact et de coalescence se trouve toujours sur, ou près de l'extrémité antérieure du corps. La position de la bouche n'a aucune

[1] *Phénomènes sexuels*, 1861, p. 57 et suiv. ; *Journal de micrographie*, t. V, 1881, p. 474.

[2] *Der Organismus*, t. II, 1867, p. 68-74.

[3] *Studien*, 1876, *passim*.

action déterminante sur ce point de coalescence. Si, chez les espèces à bouche terminale, comme les Didinium, les Enchelys, les Prorodons, les gamètes s'unissent bouche contre bouche, c'est uniquement parce que cet orifice occupe l'extrémité antérieure du corps. Chez beaucoup d'espèces à bouche latérale, comme les Colpidium, les Cryptochilum, les Glaucomes, les Spirostomes, etc., etc., la coalescence se fait seulement par la région du corps, placée en avant de la bouche et laisse celle-ci complètement libre pendant toute la syzygie. Cet orifice ne joue un rôle dans la conjugaison qu'accidentellement et probablement assez rarement. Les espèces qui, comme les Paramécies, l'utilisent pour l'échange des pronucleus mâles, ne paraissent pas nombreuses. Je ne sais pas même si c'est lui qui sert à cet usage chez les espèces à bouche terminale. Un état, comme celui du Prorodon, représenté figure 22, planche XVI, me fait croire qu'au moins chez cette espèce, la bouche ne joue aucun rôle. Mais il faudrait des observations plus complètes pour être tout à fait affirmatif. En tout cas, il est bien certain que nous ne devons pas considérer la bouche comme jouant un rôle important dans la conjugaison.

La coalescence par l'extrémité antérieure paraît, au contraire, être de loi absolument générale. Les Vorticellides elles-mêmes y obéissent. En m'appuyant sur des considérations morphologiques qu'il serait trop long de développer ici, je suis arrivé depuis longtemps à considérer les Vorticellides comme des Ciliés fixés par leur extrémité antérieure[1] et à bouche postéro-terminale. Leurs gamètes, en se rencontrant et se soudant l'une à l'autre dans la position que nous leur connaissons, ne font, comme je viens de le dire, que se conformer à la loi générale. En outre, il paraît fort probable que la nécessité d'obéir à cette loi a dû, en partie, contribuer à la formation des microgamètes mobiles. Les Vorticellides, fixées sur leur pédoncule

[1] Butschli (*Morphologisches Jahrbuch*, t. XI, 1886, p. 553) est arrivé de son côté à une opinion un peu semblable. Les faits d'observation sur lesquels je me base sont entièrement différents de ceux qui ont servi au savant professeur d'Heidelberg et je les crois également plus probants. J'espère avoir prochainement occasion de les compléter et de les publier.

par leur extrémité antérieure, n'auraient que très difficilement réussi à entrer en contact et à se souder par cette extrémité. Avec les microgamètes, cette difficulté n'existe plus.

Le degré d'union des gamètes n'est pas le même pour toutes les espèces et varie, depuis une simple juxtaposition, jusqu'à une profonde coalescence, entraînant une soudure intime des deux corps. Ces différences paraissent être la conséquence des divers modes, suivant lesquels se fait l'échange des pronucleus mâles. Chez les Euplotes, où les pronucleus sortent d'un conjoint et rentrent dans l'autre par deux orifices distincts, la coalescence est extrêmement réduite et à peine superficielle. Aussi leur disjonction s'effectue-t-elle rapidement, presque immédiatement après cet échange. Chez les Paramécies, où l'échange se fait par les orifices buccaux, la coalescence est plus étendue afin de bien mettre en communication ces orifices; mais elle demeure toujours superficielle, la soudure n'ayant lieu que par les surfaces en contact des téguments. La disjonction, un peu plus tardive, se fait cependant encore assez tôt. Chez les Colpidium, les Leucophres, les Loxophylles, les Spirostomes, etc., où l'échange s'effectue à travers les parois du corps dans la région en coalescence, la soudure est beaucoup plus profonde et la disjonction se trouve très retardée. Enfin, nous trouvons les soudures les plus complètes et les plus profondes chez les Oxytrichides et les Vorticellides où nous voyons la substance même du corps entrer en union et continuité intimes, mettant ainsi en communication directe l'intérieur des deux gamètes. C'est, en effet, par ces parties intimement soudées que se font les échanges de pronucleus. La disjonction est toujours très tardive chez les Oxytrichides et n'a même plus lieu chez les Vorticellides, puisque la macrogamète absorbe la substance de la microgamète. Toutes les coalescences dont nous venons de parler ne se font nullement, comme on l'a prétendu, au moyen d'une exsudation de substance glutineuse, mais par une simple soudure organique, comme toutes les substances protoplasmiques vivantes peuvent en contracter entre elles.

Au cours de mes descriptions particulières, j'ai signalé, chez plusieurs des espèces étudiées, des cas de syzygie triple et même quadruple. Ces cas ne sont, en effet, pas rares et tous les observateurs qui ont étudié la conjugaison des Ciliés en ont rencontré. Stein affirme même avoir vu jusqu'à quatre à cinq microgamètes de Vorticellide soudées à une seule macrogamète. Dans ces triples et quadruples conjugaisons, les premiers stades de l'évolution fécondatrice suivent leur cours normal dans chaque gamète. Mais il ne saurait plus en être de même après le stade E, car elles ne peuvent pas être toutes fécondées. Pour préciser par un exemple, je suis persuadé que, dans la quadruple conjugaison du *Spirostomum teres* représentée par moi (pl. XVII, fig. 1), les deux gamètes du milieu seules auraient achevé régulièrement leur évolution; tandis que les deux autres, n'ayant pu être fécondées, auraient péri sans réussir à se réorganiser.

Jusqu'ici on ne possédait que des idées fort inexactes sur la durée des syzygies. Balbiani donne[1], à cet égard, des chiffres d'une grande inexactitude. Cette durée est très variable suivant les espèces et pour la même espèce suivant la température. Les différences spécifiques dépendent de deux facteurs distincts : 1° le mode de coalescence des gamètes ; 2° le tempérament particulier de chaque espèce.

En ce qui concerne le premier facteur, il est inutile d'insister pour faire comprendre qu'une espèce à coalescence superficielle, se désunissant dès le commencement du stade F, comme l'*Euplotes patella*, devra avoir une syzygie de plus courte durée que les Oxytrichides, dont la profonde coalescence ne permet la disjonction qu'au cours déjà avancé du stade H. Ces différences de durée peuvent déjà avoir une étendue assez importante ; mais celles causées par les différences de tempérament sont beaucoup plus considérables. Il me suffira de renvoyer aux observations particulières à chaque espèce et plus spécialement à celles du *Spirostomum teres* (p. 287), où nous voyons la syzygie de cette espèce durer de six à huit jours, quand,

[1] *Journal de micrographie*, t. V, 1881, p. 475.

avec la même température, elle n'eût duré que de trente-deux à trente-six heures, s'il se fût agi de Paramécies ou de Stylonichies. D'ailleurs, le *Spirostomum teres* est l'espèce à conjugaison la plus lente que j'aie observée. Cette lenteur, dans l'évolution fécondatrice, semble concorder avec la lenteur semblable dans l'accroissement végétatif, constatée également par moi[1] chez la même espèce. Il est donc fort probable que le tempérament spécifique agit de la même façon sur ces phénomènes, en apparence d'ordres si différents.

Quant à l'influence de la chaleur sur la durée de la syzygie et de toute l'évolution fécondatrice, elle est également très grande. La durée est toujours en raison inverse de la température. Avec l'élévation de celle-ci, elle se raccourcit, et s'allonge au contraire avec son abaissement. Afin de ne pas entrer dans des répétitions inutiles, je renverrai à chacune des espèces étudiées par moi, et plus particulièrement au *Paramecium aurelia* (p. 216), à l'*Onychodromus grandis* (p. 318), à la *Stylonichia pustulata* (p. 327) et à l'*Euplotes patella* (p. 347). Chez ces quatre dernières espèces, j'ai noté des observations comparatives qui mettent très nettement en évidence cette influence. Je me contente de citer le *Paramecium aurelia*, dont la syzygie, avec 25 degrés centigrades, dure douze heures, et vingt-quatre heures avec 15 degrés centigrades. La température exerce donc, sur l'évolution fécondatrice des Ciliés, une influence tout aussi intense que celle dont j'ai démontré l'énergie sur leur développement végétatif. Ces animalcules, dans la marche de tous leurs phénomènes biologiques, sont de véritables thermomètres d'une très grande sensibilité.

Pour terminer ce chapitre sur les phénomènes externes, il me reste encore à dire quelques mots des mues, qui accompagnent la conjugaison chez les Hypotriches. Ces mues, découvertes par Stein[2], fort bien décrites et comprises par lui, ont été niées jusque dans les derniers temps par Balbiani[3]. Elles avaient cependant été revues et

[1] *Archives de zoologie*, t. VI, 1888, p. 230.
[2] *Der Organismus*, t. II, 1867, p. 77.
[3] *Journal de micrographie*, t. V, 1881, p. 475.

figurées avec une grande exactitude par Engelmann[1]. Ce dernier auteur a voulu même leur attribuer une importance et une signification qu'elles n'ont point. Les rattachant à sa théorie du rajeunissement par la conjugaison[2], il les considérait comme une des manifestations les plus évidentes de la réorganisation générale que le corps des Infusoires conjugués devait éprouver à la suite de leur union. C'était beaucoup exagérer leur signification. Si, en effet, elles avaient eu ce profond sens physiologique, on devait se demander pourquoi des mues semblables n'existaient pas chez tous les Ciliés. En outre, lorsqu'on les étudie depuis leur début, on les voit commencer de très bonne heure, avant même que le micronucleus soit arrivé aux stades essentiels de son évolution fécondatrice. Stein avait mieux compris ces mues, en les considérant comme un simple renouvellement des appendices, semblable à celui qui se produit chez les mêmes espèces pendant la division fissipare. Il n'y a donc là qu'un phénomène d'adaptation particulier à ce groupe de Ciliés, ne se manifestant pendant la conjugaison que d'une façon secondaire et accessoire. Par la position que les gamètes prennent dans la syzygie, un certain nombre de leurs appendices se trouvent détruits. Le rétablissement de ces appendices disparus entraîne le renouvellement total, ou la mue ciliaire des deux gamètes.

XXI. PHÉNOMÈNES INTERNES DE LA CONJUGAISON.

Les phénomènes internes de la conjugaison se résument dans l'évolution du micronucleus et l'élimination partielle ou complète de l'ancien macronucleus.

L'évolution micronucléaire se déroule en parcourant une série de stades que nous avons toujours vu reparaître avec une régularité et une constance parfaites, chez toutes les espèces étudiées jusqu'ici.

[1] *Zeit. f. wiss. Zoologie*, t. XI, 1861, p. 353, pl. XXVIII.

[2] *Morphologisches Jahrbuch*, t. I, 1876, p. 628.

Elle débute par le stade d'accroissement A, suivi des deux stades de division B et C, destinés à préparer l'élimination des corpuscules de rebut. Vient ensuite un troisième stade de division D, ayant pour but la différenciation du pronucleus mâle et du pronucleus femelle. Le stade E, qui lui succède, correspond à l'échange réciproque entre les conjoints de leurs pronucleus mâles et à la copulation de ce dernier avec le pronucleus femelle de son nouvel hôte. Ici se terminent les stades de la fécondation proprement dite. Le rôle de ceux qui suivent est la réorganisation de l'appareil nucléaire. Ils sont d'abord au nombre de deux stades de division F et G, pendant lesquels le nouveau noyau de copulation et ses produits se divisent deux fois. Enfin vient le huitième et dernier stade H, ou stade de reconstitution, pendant lequel les produits homogènes des deux précédentes divisions se différencient les uns en micronucleus, les autres en macronucleus. Ces derniers s'accroissent et revêtent le volume et l'aspect de l'ancien macronucleus, dont ils prennent la place.

Telle est, en résumé, cette évolution en apparence si complexe. De ces huit stades, il en est sept dont je crois pouvoir assurer la généralité et la constance absolue, parce qu'ils sont la conséquence de nécessités organiques, inhérentes au mode d'être de la fécondation chez ces Microzoaires. Le huitième, qui est le stade G, n'est peut-être pas aussi universel. J'en ai constaté l'existence chez la grande majorité des espèces étudiées par moi ; c'est pour cela que je l'ai admis dans le schéma typique de l'évolution micronucléaire. Mais nous avons vu également quelques espèces, comme les Vorticellides, le *Paramecium caudatum*, le *Cryptochilum nigricans*, etc., chez lesquelles il subit un redoublement et, ce qui est bien plus significatif, nous avons constaté sa suppression complète chez le *Chilodon uncinatus* (p. 266) et chez la *Podophrya fixa* (p. 386). Ce sont encore les deux seuls cas où cette abréviation de l'évolution micronucléaire ait été reconnue ; mais l'avenir en fera peut-être découvrir d'autres. Ce stade peut donc varier dans sa

manière d'être et même être totalement supprimé. Cette suppression n'a rien qui doive nous surprendre ; car, dès la fin de la mitose F, les ex-conjugués possèdent le nombre de nouveaux éléments nucléaires nécessaire pour leur réorganisation. Ce qui a bien plus lieu de nous étonner, c'est que l'existence de ce stade G soit, pour ainsi dire, devenue la règle générale et que, chez beaucoup d'espèces, il soit même redoublé. Cette tendance au redoublement ne s'arrête quelquefois pas là, mais peut être suivie d'une troisième division, comme nous l'avons constaté dans quelques cas anormaux chez le *Paramecium caudatum* (p. 208) et chez la *Vorticella cucullus* (p. 374).

Ces phénomènes de duplication et de reduplication nucléaires sont parfaitement inutiles chez ces espèces. On peut donc les considérer comme de simples superfétations, ayant pour cause une tendance générale à la multiplication, particulière aux jeunes éléments nucléaires des Ciliés, tant que ces éléments conservent encore la structure et l'état de micronucleus. Pour moi, en effet, ces multiplications superflues sont de même nature et homologues à celles qui conduisent à la multiplicité micronucléaire des Spirostomes et des Stentors. La seule différence consiste en ce que, chez ces dernières espèces, tous les nouveaux éléments micronucléaires ainsi produits persistent; tandis que, chez les premières, un seul survit, les autres s'atrophiant et disparaissant par résorption. Cette persistance chez les uns et cette résorption chez les autres, sont évidemment le résultat d'adaptations particulières de l'appareil micronucléaire ; adaptations sans importance profonde et essentielle.

Une modification du schéma de l'évolution micronucléaire plus embarrassante à expliquer est la division préliminaire au stade d'accroissement, que nous avons observée chez les microgamètes des Vorticellides et chez les deux gamètes des Euplotes. Quelle signification peut bien avoir cette mitose préliminaire, qui paraît absolument constante dans ces deux groupes de Ciliés ? C'est ce que je n'essaierai pas de dire pour le moment. Quand nous connaîtrons

l'évolution fécondatrice complète chez un plus grand nombre d'espèces, cette difficulté s'éclaircira peut-être d'elle-même.

Le stade d'accroissement A, avec les formes singulières et variées suivant les espèces que le micronucleus revêt dans son développement, est un phénomène fort bizarre et pour le moment paraissant unique dans le monde vivant. Nous verrons au chapitre suivant jusqu'à quel point on peut tenter de l'homologuer avec des phénomènes connus chez d'autres êtres vivants. Contentons-nous de rappeler la longue durée de ce stade, qui, à lui seul, absorbe presque la moitié du temps écoulé depuis le début de la syzygie jusqu'au moment de la fécondation à la fin du stade E.

Pendant les stades B et C, l'évolution du micronucleus peut suivre deux marches un peu différentes. Dans la première (*Paramécies*, *Colpidium*, *Euplotes*, etc.), tous les produits de la mitose B persistent et prennent part à la seconde mitose C ; d'où il résulte que les corpuscules de rebut sont éliminés d'une seule fois après cette dernière mitose. Avec le second mode (*Oxytrichides*, *Spirostomes*), la moitié seulement des produits de la mitose B persiste et prend part à la mitose C. L'autre moitié est éliminée par résorption. Il en résulte que, chez ces espèces, l'élimination des corpuscules de rebut se fait à deux reprises différentes, une fois après chacune des mitoses. Cette petite différence n'affecte en rien le principe essentiel d'une double division préparatoire, destinée spécialement à l'élimination des corpuscules de rebut.

Au cours des descriptions particulières consacrées à chacune des espèces, j'ai insisté tout particulièrement afin de bien faire constater l'identité parfaite de tous les corpuscules micronucléaires produits à la fin de la mitose C. Rien, en effet, ni dans leur forme, ni dans leur volume, ni dans leur structure, n'en distingue aucun d'eux, comme prédestiné à continuer l'évolution et à devenir le générateur des pronucleus mâle et femelle. C'est le hasard de la position qui décide le sort de ce corpuscule privilégié. Nous avons, en effet, vu chez toutes les espèces, que l'élu est toujours celui qui, à ce mo-

ment, se trouve le plus rapproché du point par où se fera l'échange des pronucleus. Il continue à évoluer, tandis que les autres, condamnés par leur position éloignée, sont frappés d'inertie et tombent en régression. On peut donc affirmer que, si le hasard de la position l'eût permis, tous ces condamnés auraient tout aussi bien pu continuer l'évolution que le corpuscule élu [1]. Cette importante observation semble bien démontrer que, dans l'expulsion des corpuscules de rebut, il y a une élimination de substance simplement quantitative et non pas qualitative ; autrement dit que cette élimination a pour but unique de réduire la quantité de substance des éléments micronucléaires, et non pas d'en extraire et rejeter au dehors une substance particulière, impropre à la continuation de l'évolution karyogamique.

Je sais bien que ceux qui voudront défendre cette dernière hypothèse pourront toujours soutenir qu'il n'est pas nécessaire de comprendre une élimination qualitative comme une extraction, une épuration absolue, triant et séparant complètement l'une de l'autre deux substances distinctes ; mais bien plutôt comme une réduction de la substance défavorable. Celle-ci serait mélangée intimement avec la substance micronucléaire fondamentale et diminuée de moitié après chaque division ; elle se trouverait réduite au quart de sa quantité primitive dans le corpuscule persistant. Après cette diminution des trois quarts, les influences défavorables auxquelles elle sert de support se trouveraient neutralisées. Tout cela est bien compliqué, et cette substance qui sommeille dans le micronucleus en l'imprégnant pendant de longues séries de générations agames, puis qui, tout d'un coup, au moment de la fécondation, doit être écartée en partie ; cette substance défavorable, dis-je, me semble une chose bien bizarre. Aussi, tout me porte à ne voir dans l'élimi-

[1] Boveri (*Jenaische Zeitschrift*, t. XXI, 1887, p. 476 et 496) a vu, dans certains cas particuliers, chez l'*Ascaris megalocephala*, les noyaux de rebut demeurer dans l'œuf, au lieu d'être expulsés au dehors et s'y transformer en véritables pronucleus de structure et de conformation normales.

nation des corpuscules de rebut qu'une simple réduction quantitative, réduction portant en totalité sur la substance micronucléaire, considérée comme simple.

On me demandera, il est vrai, quelle signification il faut accorder à cette diminution de quantité et de volume ? J'avoue que, pour le moment, il est impossible de faire une réponse précise à cette question. Nous nous trouvons ici en présence des phénomènes les plus intimes et les plus délicats de la biologie. Les forces moléculaires jouent bien certainement un rôle important dans ces phénomènes. De quelle nature est ce rôle et quelles en sont les conditions ? Nous ne le savons pas. Mais il nous est toujours permis de supposer qu'une diminution, dans la quantité des éléments matériels, doit agir efficacement sur ces forces moléculaires pour les modifier, en les atténuant et donnant plus de délicatesse à leur jeu et à leurs effets. C'est une simple supposition ; mais elle n'a rien d'illogique et d'absurde.

Reprenons la suite de notre revue générale de l'évolution micronucléaire.

Au sujet du stade D, nous aurons à faire les mêmes observations que ci-dessus. Les deux nouveaux petits noyaux issus de cette mitose sont parfaitement identiques entre eux et ne montrent pas la moindre différence ni dans la forme, ni dans le volume, ni dans la structure. Chez les douze espèces où j'ai réussi à les bien étudier, je les ai toujours vu se comporter avec la plus parfaite similitude, sous l'action des réactifs fixateurs et colorants. Il faut donc les considérer comme possédant une équivalence morphologique absolue. La différence de position seule décide du sort si différent auquel ils sont réservés. Celui qui, à la suite du développement du boyau connectif, se trouve refoulé en dedans du corps, celui-là jouera le rôle de pronucleus femelle. L'autre, qui demeure fixé près du point d'échange, prendra le rôle de pronucleus mâle.

On le voit donc, ces qualifications de mâle et de femelle n'impliquent aucune différence de structure ou morphologique. Elles n'ont

de sens qu'au point de vue de la détermination du sort futur des deux pronucleus, dont l'un, le femelle, demeure immobile au sein du corps de la gamète mère, tandis que l'autre, le mâle, est échangé et passe dans le corps de l'autre gamète. Considérés en eux-mêmes, les deux pronucleus ne sont ni mâle ni femelle et je ne doute pas que, le cas échéant, ils pourraient être substitués l'un à l'autre sans inconvénient. Il résulte de tout cela que, lorsqu'on arrive à l'étude de ces éléments ultimes et essentiels de la fécondation dite sexuelle, les termes de mâle et de femelle n'ont plus de sens. Les différences, appelées sexuelles, portent sur des faits et des phénomènes purement accessoires de la fécondation. Celle-ci, réduite à ses traits intimes et essentiels, se trouve dépouillée de tout caractère sexuel. Elle consiste uniquement dans la réunion et la copulation de deux noyaux semblables et équivalents, mais provenant de deux cellules distinctes. Cette différence d'origine, jointe à la réduction préalable de quantité, me paraissent être les seuls facteurs nécessaires à la production d'éléments fécondateurs.

Comment ces derniers, à la suite de processus en apparence aussi simples, se trouvent-ils investis des merveilleuses propriétés de régénération et de rajeunissement que nous leur connaissons? C'est ce que nous ignorons et que nous ignorerons probablement encore longtemps. La solution de ce problème se rattache à des questions de structure moléculaire intime qui, pour le moment, échappent entièrement à nos moyens d'investigation. Peut-être faudrait-il accorder une action importante à la constitution physico-chimique des pronucleus? Mais, inutile d'insister et d'aller nous perdre dans le champ illimité des suppositions non contrôlables.

Une conséquence singulière, qui découle des considérations précédentes, c'est que les Infusoires ciliés en conjugaison, tout en se livrant à un acte dit sexuel, ne possèdent cependant ni organes, ni produits sexués dans le sens vulgaire du mot. Chez eux, la fécondation s'effectue par un procédé dit sexuel, mais elle agit sur des éléments dépourvus de toute sexualité. L'échange d'un élément fécon-

dateur caractérise, en effet, très nettement la sexualité du procédé ; mais l'élément fécondateur et l'élément fécondé sont entièrement homologues et dépourvus de toutes différences sexuelles.

Ces considérations qui, de prime abord, peuvent sembler plus subtiles qu'utiles, ont cependant leur intérêt. Elles nous conduisent à voir, dans la fécondation des Ciliés, une des formes les plus simples et les plus élémentaires de cette fonction. Chez ces animalcules, nous la trouvons, en effet, débarrassée de tous les phénomènes accessoires, qui donnent à ses processus une si grande complication chez les êtres supérieurs et qui en masquent la véritable essence. Ici elle est, pour ainsi dire, réduite au phénomème fondamental, qui en constitue l'essence même, c'est-à-dire à la karyogamie ou copulation de deux éléments pronucléaires.

Je considère, en effet, les pronucleus comme les seuls agents essentiels de la fécondation. On pourra, sans doute, toujours prétendre que, pendant le mouvement d'échange des pronucleus mâles, le cytoplasme prend part à ce mouvement, et que les cytoplasmes des deux gamètes doivent alors entrer en communication directe. Ils pourraient donc à ce moment échanger réciproquement une petite quantité de leur substance. Que les cytoplasmes des deux gamètes entrent en contact direct, le fait est bien démontré par le mode d'union des Oxytrichides, dans lequel nous les voyons même contracter entre eux une véritable soudure organique. Que des parties de cytoplasme d'une gamète peuvent même passer dans le cytoplasme de l'autre et s'y réunir en se mélangeant intimement, ce fait est encore incontestable. Chez les Vorticellides, nous voyons tout le cytoplasme de la microgamète attiré et absorbé par la macrogamète. Chez les Euplotes, nous avons également constaté que le pronucleus mâle, dans sa migration, est toujours accompagné d'une petite masse de cytoplasme, qui pénètre avec lui dans son nouvel hôte. Chez les Paramécies également, où l'échange des pronucleus se fait par les orifices buccaux, je crois avoir aussi constaté des faits d'intercommunication entre les cyto-

plasmes des deux gamètes. Mais chez les nombreuses espèces, comme les Colpidium, les Cryptochilum, les Glaucomes, les Loxophylles, les Leucophres, les Spirostomes, où l'échange des pronucleus ne s'effectue pas par un orifice préexistant, mais se fait par le milieu de la surface de coalescence des gamètes, en refoulant et traversant la paroi commune des deux conjoints; chez ces espèces, je n'ai jamais aperçu le moindre indice d'une communication directe entre les cytoplasmes, et j'ai la ferme conviction qu'elle n'y existe pas. Cette diversité de dispositions est la meilleure preuve de la signification accessoire de l'échange de parties du cytoplasme, lorsque cet échange a lieu. Les cytoplasmes, en effet, n'entrent en échange réciproque qu'à titre de véhicules des pronucleus mâles, et cela seulement chez les espèces où, par suite de la disposition particulière des syzygies, les pronucleus ne pourraient effectuer seuls leur migration. Les parties de cytoplasme ainsi échangées ne jouent plus aucun rôle dans le corps de leur nouvel hôte et s'y perdent en se fusionnant avec leur homologue, ou peut-être même en disparaissant par résorption [1].

De ce que je refuse au cytoplasme toute espèce de rôle dans l'acte suprême de la fécondation, il ne faudrait pas croire que sa part d'action, dans l'ensemble des processus de l'évolution fécondatrice, soit insignifiante. Elle est au contraire fort grande et on peut constater son intervention active à tous les stades de cette évolution. Dès le début de la conjugaison, c'est évidemment de lui que le micronucleus reçoit la première impulsion, qui le fait entrer en évolution. Pendant toute la durée de cette évolution, c'est encore lui

[1] Strasburger (*Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen*, etc. Jena. G. Fischer, in-8°, 1884, p. 82) était arrivé également à des conclusions parfaitement identiques chez les végétaux. Il existe, d'ailleurs, entre mes conclusions et celles du savant botaniste de Bonn, un bon nombre d'autres concordances qui, pour moi, sont une précieuse garantie de leur exactitude. Les objets sur lesquels nous avons travaillé sont, en effet, si éloignés dans les classifications, que nos rencontres et nos coïncidences prouvent bien que nous devons avoir saisi exactement des lois et des phénomènes généraux.

qui fournit constamment, au micronucleus et à ses produits, les nouveaux matériaux nécessaires à leur développement et les débarrasse de leurs parties devenues inutiles. Aux phases que j'appellerai critiques, c'est-à-dire à la fin des stades C, D et G, quand il s'agit de faire prendre à des corpuscules micronucléaires tous semblables et équivalents entre eux des rôles distincts et très différents, c'est évidemment encore lui qui intervient comme agent directeur. Enfin, nous l'avons vu plus haut, chez plusieurs espèces, il sert de véhicule aux pronucleus mâles dans leur migration. Son influence est donc constamment présente et active.

Les pronucleus, au moment de leur échange et pendant leur copulation, peuvent se trouver à des états de développement différents. C'est ainsi que, chez les *Colpidium colpoda*, *Leucophrys patula*, *Spirostomum teres*, *Euplotes patella* et *Euplotes Charon*, l'échange et la copulation s'effectuent à l'état de spirem ; chez les *Loxophylles* et les *Oxytrichides*, l'échange à l'état de spirem et la copulation à l'état d'aster ; enfin, chez les *Paramécies* et les *Vorticellides*, l'échange et la copulation à l'état d'aster. Ces différences n'ont évidemment aucune importance et prouvent simplement que la copulation et la fusion des pronucleus peuvent s'effectuer également bien pendant les deux premières phases de la mitose.

Cette copulation et cette fusion sont de règle absolue, j'en ai pu faire la constatation sur toutes les espèces étudiées par moi. D'ailleurs, étant données les conditions essentielles de l'évolution fécondatrice chez les Ciliés, il est impossible de concevoir qu'il en puisse être autrement. Nous devons donc considérer cette fusion de pronucleus comme le point culminant et nécessaire de toute cette évolution. C'est en elle que se résume la phase ultime de la fécondation. Celle-ci a pour but final la conjonction et le mélange de deux éléments nucléaires ; mais éléments nucléaires provenant de deux origines distinctes et préparés à jouer ce rôle fécondateur par une évolution préalable toute spéciale. Bien que, par toute leur morphologie et leur structure apparente, ces noyaux fécondateurs ne

diffèrent en rien des noyaux ordinaires, nous devons cependant, étant donnée leur origine particulière, les considérer comme doués de propriétés spéciales qui ne réussiront à se manifester et à produire leurs effets naturels qu'à la suite de leur copulation. Sans cette copulation, ils demeurent stériles et ne tardent pas à perdre toute faculté évolutive, tandis que, par le fait de leur union, le produit de cette fusion se trouve investi de ces merveilleuses propriétés régénératrices que nous lui connaissons. Il est donc impossible de les considérer comme des noyaux ordinaires complets. Ce ne sont pas des noyaux ordinaires, toute leur genèse et leurs propriétés fécondatrices latentes le démontrent péremptoirement; ils ne sont pas complets, puisque chacun d'eux a nécessairement besoin du concours d'un congénère pour continuer normalement son évolution. Pris isolément, il leur manque à chacun quelque chose d'inconnu, mais qui n'en est pas moins essentiel. Cet inconnu leur est apporté par leur copartenaire, et de leur réunion résulte un noyau complet et parfait.

Ces considérations me paraissent parfaitement justifier l'emploi du terme pronucleus[1] emprunté à Ed. van Beneden, pour désigner ces noyaux fécondateurs. Les qualifications de mâle et femelle sont, comme nous l'avons vu plus haut, moins bien appropriées. Mais, comme il est cependant nécessaire de distinguer le noyau d'échange de celui non échangé, qu'en outre, le fait de cet échange et celui de ce non-échange correspondent en partie aux phénomènes que nous qualifions de mâles et femelles dans la sexualité des animaux supérieurs, je continuerai à me servir de ces deux termes, en

[1] Strasburger (*Neue Untersuchungen*, etc., p. 78) repousse l'emploi de ce terme spécial sous le prétexte que, par leur structure, leur conformation et toute leur constitution morphologique apparente, ces noyaux fécondateurs ne diffèrent en rien des noyaux végétatifs ordinaires. Je me sépare complètement de lui sur ce point; car, à mon avis, le rôle et les facultés spéciales de ces noyaux justifient déjà cette dénomination particulière. En outre, personne ne niera qu'à ces propriétés particulières doivent correspondre des structures et des états morphologiques spéciaux et parfaitement réels, bien qu'ils échappent à nos moyens d'investigation. Strasburger lui-même en fait l'aveu. (*Ibid.*, p. 132-133.)

priant de ne pas oublier qu'il ne s'agit ni de mâle ni de femelle au sens propre de ces mots.

La copulation des pronucleus s'effectue de la façon suivante. Ils entrent d'abord en contact par leurs membranes qui, à ce moment, sont toujours plus ou moins soulevées et détachées de la masse plasmique interne. A ce dernier point de vue, les pronucleus, à cette phase, ressemblent un peu aux éléments nucléaires en voie d'accroissement au début du stade H. Il semble qu'une grande quantité de suc nucléaire se soit accumulée au-dessous de la membrane, en la détachant des parties figurées internes. Les membranes en contact se résorbent, et les cavités des pronucleus entrent en communication. Ici les choses se continuent de deux façons un peu diverses, suivant qu'il s'agit de pronucleus à l'état pelotonné de spirem ou à l'état de fuseau fibreux. Dans le premier cas, les deux masses pelotonnées entrent en contact, d'abord par quelques filaments, se rapprochent en se tassant de plus en plus et finissent par former une masse compacte et uniforme sous l'enveloppe périphérique. Dans le second cas, les deux masses plasmiques, à un état de différenciation plus avancé, se rapprochent l'une de l'autre par un de leurs côtés longitudinaux, s'accolent, en se tassant de plus en plus, et, finalement, ne paraissent plus former qu'une masse fibreuse unique, enveloppée par la même membrane périphérique.

Cette copulation et cette réunion des pronucleus est-elle suivie d'une fusion, au sens littéral, des éléments figurés de leurs masses plasmiques, ou bien ceux-ci conservent-ils leur indépendance et leur autonomie primitives, au sein du nouveau noyau mixte, en se juxtaposant et s'intercalant les uns entre les autres? C'est là une question fort délicate, à laquelle je n'essaierai pas de donner une solution précise. Les pronucleus des Infusoires, avec leurs structures compliquées, ne se prêtent guère à ces difficiles recherches. On sait que Ed. van Beneden et Boveri ont adopté la seconde alternative, en s'appuyant sur des observations faites avec les œufs fécondés de l'*Ascaris megalocephala*. D'après eux, les éléments chromatiques res-

tent toujours distincts, non seulement après l'union des pronucleus, mais encore dans toutes les générations cellulaires qui suivent.

Les pronucleus, lorsqu'ils entrent en contact, sont composés, dans leurs éléments figurés, de deux substances distinctes, le hyaloplasme et la chromatine. Ces deux substances, nous les connaissons comme représentant les parties constitutives du micronucleus à l'état de repos et nous avons vu que, chez certaines espèces, comme les Paramécies, on les y discernait toujours parfaitement distinctes l'une de l'autre, tandis que, chez d'autres espèces, comme les Euplotes, la chromatine, à l'état dense et homogène, semblait constituer à elle seule toute la masse du micronucleus. Cette faculté de la chromatine de pouvoir s'isoler et représenter à elle seule toute la matière constituante du micronucleus, démontre avec toute évidence que c'est également en elle que résident les propriétés essentielles de cet organe et qu'elle est le substratum, la base physique, de ses énergies fonctionnelles spéciales. Le hyaloplasme, lui, représente une partie accessoire nécessaire, en tant qu'il fournit la matière constituante des mécanismes adjuvants, sans lesquels la chromatine ne pourrait remplir son rôle ; mais il ne possède aucune des propriétés physiologiques de celle-ci.

Ce rôle secondaire du hyaloplasme est bien démontré par le mouvement de flux perpétuel, de va-et-vient pour ainsi dire, dans lequel cette substance se trouve pendant l'évolution micronucléaire. C'est elle, en effet, qui constitue la membrane, les filaments du fuseau, ainsi que les cordons et le tube connectifs, parties qui, d'ailleurs, ne sont que le développement et la continuité les unes des autres ; les filaments du fuseau devenant les cordons connectifs et la membrane se transformant en tube connectif. Nous avons vu ces parties s'accroître, se développer, puis finalement disparaître par résorption à chaque stade de l'évolution, pour reparaître et se renouveler au stade suivant. Sa quantité proportionnelle varie donc constamment depuis un minimum, dans lequel elle semble pouvoir être réduite à zéro (phase ultime de la mitose chez le Spirostome et les Oxytri-

chides), jusqu'à un maximum où elle représente une masse dépassant de beaucoup celle de la chromatine (cordons et tubes connectifs). Sa structure et son rôle mécanique, eux-mêmes, se modifient constamment. D'ailleurs, toutes ces modifications n'aboutissent, dans leurs effets apparents, qu'à mettre en mouvement et à déplacer les éléments chromatiniens, pour les diriger et leur faire prendre les dispositions propres à l'exécution de leurs fonctions. Le rôle secondaire du hyaloplasme est donc indiscutable [1].

Le rôle spécial et fondamental de la chromatine ressort, au contraire, de tout ce que nous venons de dire. Cette substance se maintient immuable pendant toute l'évolution micronucléaire, avec toutes ses propriétés physiques et très probablement aussi avec sa structure initiale, quelque effacée que celle-ci puisse paraître à certains moments. Elle subit bien une réduction quantitative, dans l'élimination des corpuscules de rebut ; mais cette réduction, dont la vraie signification est encore fort problématique, constitue une des phases essentielles de l'évolution fécondatrice. En outre, chez certaines espèces, comme les Loxophylles, les Spirostomes et les Oxytrichides, nous la trouvons constituant, à elle seule, toute la masse des pronucleus au moment de leur première différenciation, précédant leur échange et leur copulation. De toutes ces considérations, il résulte donc que la chromatine est la substance fondamentale, jouant le rôle essentiel dans la fécondation. A ce point de vue, celle-ci se résume dans le rapprochement et la réunion, dans le cadre d'un noyau commun, d'éléments chromatiniens, provenant, par moitiés égales, de deux noyaux germinatifs, appartenant à deux cellules distinctes.

Est-il possible de pousser encore plus loin l'analyse de ces phénomènes, et de rechercher comment et pourquoi cette chromatine spéciale, cet idioplasme nucléaire, comme on l'appelle de l'autre côté du Rhin, se trouve ainsi investi de ses propriétés fécondatrices ? Dans l'état actuel de nos connaissances, la solution de cette ques-

[1] Les observations de Boveri (*Jenaische Zeitschrift*, t. XXI, 1888, p. 693) sur les œufs de l'*Ascaris megalocephala*, conduisent exactement à la même conclusion.

tion me semble inabordable et le sera peut-être d'ailleurs à tout jamais. Elle confine, en effet, aux problèmes touchant l'essence des choses et se trouve placée sur un terrain où nos spéculations manquent trop souvent d'assises solides et positives, pour que nous puissions espérer d'y édifier des notions utiles et durables. Plus tard, lorsque la physique et la mécanique moléculaires seront arrivées à constituer un ensemble de connaissances bien coordonnées, peut-être, alors, les biologistes de ce temps pourront-ils y puiser des éclaircissements sur ces hautes questions. Pour le moment, sachons nous contenter d'avoir reconnu avec certitude la connexion existant entre la chromatine et ses propriétés fécondatrices, en tâchant de bien préciser l'importance et l'étendue de ces dernières.

En quoi donc consistent bien exactement ces propriétés, autrement dit quel est le suprême but fonctionnel de la fécondation? Si nous nous en tenons uniquement aux Infusoires ciliés, qui constituent l'objet spécial de ce travail, la réponse à cette question ressort clairement et sans difficulté de toutes les recherches exposées dans les pages précédentes. *Le but suprême de la fécondation est la rénovation, la reconstitution d'un noyau de rajeunissement, formé par la copulation de deux noyaux fécondateurs d'origines distinctes et dont les éléments chromatiniens représentent la partie essentielle.* Ce nouvel appareil nucléaire agit sur tout l'organisme, auquel il appartient, comme une sorte de ferment régénérateur, lui restituant, sous leur forme parfaite et intégrale, toutes les énergies vitales caractéristiques de l'espèce. Cet être se trouve donc rajeuni dans le sens littéral et absolu du mot. Il peut dès lors redevenir le progéniteur d'un nouveau cycle de multiplications agames, dont toutes les générations successives seront douées des mêmes facultés rajeunies, jusqu'à ce que celles-ci s'usent et s'affaiblissent peu à peu, par leur exercice même, et en arrivent ainsi à ressentir le besoin réparateur d'une nouvelle période d'activité fécondatrice.

Ce rajeunissement se fait sentir d'une façon apparente spécialement et uniquement sur l'appareil nucléaire. Toutes les autres ma-

nifestations qu'on a prétendu lui rattacher, ou bien sont erronées, ou bien constituent des phénomènes accessoires, non constants et résultant d'adaptations biologiques particulières à certaines espèces. C'est ainsi que nous avons démontré, à plusieurs reprises, dans un travail antérieur[1] et dans celui-ci, l'erreur des auteurs qui ont prétendu qu'à la suite de la conjugaison, la faculté de multiplication fissipare se trouvait accrue. Par des expériences directes, instituées avec le *Paramecium aurelia* (p. 227), la *Leucophrys patula* (p. 261), l'*Onychodromus grandis* (p. 321), la *Stylonichia pustulata* (p. 328) et l'*Euplotes patella* (p. 353), nous avons pu faire voir que rien de tel n'existait et que, anciennement et nouvellement conjugués, ces Infusoires se fissiparaient et se multipliaient de la même façon. Nous avons également combattu l'idée erronée de ceux qui ont voulu voir dans les mues ciliaires, accompagnant la conjugaison des Oxytrichides et des Euplotides, une manifestation des phènomènes de rajeunissement. Aux descriptions particulières, consacrées à l'*Onychodromus grandis* (p. 320) et à l'*Euplotes patella* (p. 349), nous avons démontré que ces mues n'étaient que des phénomènes secondaires, sans lien intime et essentiel avec le rajeunissement karyogamique. Nous pouvons donc le répéter, le seul organe affecté d'une façon directe et apparente dans ces phénomènes est l'appareil nucléaire. Il en résulte que la fécondation, chez les Ciliés, se résume en une simple rénovation nucléaire, entraînant à sa suite le rajeunissement de l'être, auquel appartient ce noyau renouvelé.

Ce n'est pas, en effet, un des résultats les moins surprenants des recherches sur la fécondation des Ciliés, de voir que son évolution et ses manifestations si complexes n'aboutissent à la multiplication ou à la reproduction d'aucun être nouveau. Chez tous les êtres supérieurs, l'accouplement sexuel et la fécondation sont inévitablement suivis d'une production d'individus nouveaux, et on s'est habitué à considérer la fécondation et la reproduction comme deux phé-

[1] *Archives de zoologie*, t. VI, 1888, p. 254.

nomènes indissolublement liés l'un à l'autre. Chez les Ciliés, cette connexité n'existe plus, et les deux processus, loin d'être rattachés par un lien causal, semblent plutôt être en opposition l'un à l'autre. Nous avons, en effet, vu plus haut (p. 403) qu'il suffisait de pourvoir constamment les Infusoires d'une abondante nourriture, et par suite, de provoquer leur multiplication indéfinie, pour empêcher chez eux toute espèce de manifestations conjuguantes et, inversement, que celles-ci apparaissent dès que ces animalcules, privés d'aliments, ne peuvent plus s'accroître ni se fissiparer. Cette opposition se manifeste encore d'une façon plus apparente dans un autre fait. La période d'évolution fécondatrice arrête, chez les individus conjugués, toute espèce d'accroissement et, par conséquent, supprime les multiplications fissipares qui auraient pu se produire pendant cette période. Afin de préciser, prenons l'exemple de l'*Onychodromus grandis*, se conjuguant par une température de 17 à 18 degrés centigrades. Dans ces conditions, toute son évolution fécondatrice, depuis le début de la syzygie jusqu'à la première bipartition, durera six jours et demi. Pendant cette durée, le même individu, non conjugué et bien nourri, aurait pu se fissiparer treize fois et, par conséquent, donner naissance à 7 000 ou 8 000 descendants, au lieu des deux rejetons de l'ex-conjugué. La reproduction, toujours agame chez les Ciliés, est donc parfaitement distincte et indépendante de la fécondation.

Cette dernière, dans ses effets, a pour but de sauvegarder l'espèce. La reproduction par division fissipare ne peut pas, en effet, se continuer indéfiniment. Nous l'avons surabondamment démontré dans notre travail sur la multiplication des Ciliés[1], et nous y renverrons, sans reprendre ici tout l'appareil de preuves dont nous avons accompagné notre démonstration. Il nous suffira de rappeler que la biologie des Ciliés est renfermée dans un cycle, composé d'une série de générations agames, alternant avec une phase d'évolution

[1] *Loc. cit.*

fécondatrice. La série des générations agames possibles est limitée et varie pour chaque espèce. Lorsqu'elle se prolonge outre mesure, elle a pour conséquence, chez les nouveaux rejetons ainsi produits, une dégénérescence et une désorganisation de l'appareil nucléaire qui, après un délai plus ou moins long, entraînent la mort de ces individus et de tous leurs descendants. Cette dégénérescence, je l'ai comparée à la décrépitude causée par la vieillesse chez les organismes supérieurs et l'ai appelée dégénérescence sénile. C'est en arrêtant son action délétère et en neutralisant ses effets, que le rajeunissement nucléaire de la fécondation intervient. Les dégradations et les ravages de la première sont donc constamment annulés et réparés par l'action régénératrice de la seconde, et ce que l'une détruit est réédifié par l'autre. Dès lors, les cycles évolutifs des Ciliés peuvent se succéder à l'infini, dans leur perpétuelle alternance de période d'usure (divisions fissipares) et de phase réparatrice (conjugaison), assurant ainsi la continuité de l'espèce.

En outre de cette haute propriété régénératrice, la chromatine en possède encore une seconde non moins importante et sur laquelle il a été beaucoup écrit dans ces dernières années. Il s'agit du pouvoir de transmission, par hérédité, de toutes les propriétés particulières de l'espèce, propriétés tant physiques que psychiques. La réalité de cette transmission héréditaire est indiscutable, puisque c'est d'elle que dépend la conservation des formes typiques et des facultés particulières qui caractérisent les espèces et les races, et que nous voyons ces conformations et ces facultés se maintenir intactes et se transmettre de générations en générations, sans la moindre altération. Autrement dit, c'est l'hérédité qui règle le développement particulier de toutes les formes spécifiques et en assure le maintien et la perpétuité. L'hérédité est donc une des propriétés physiologiques les plus importantes des êtres vivants. Aussi les biologistes les plus éminents, Naegeli, Strasburger, Hertwig, Ed. van Beneden, Kœlliker, etc., se sont-ils efforcés, dans ces dernières années, de déterminer et de préciser les conditions dans lesquelles

cette fonction s'exerce. Leur principal effort a porté surtout sur la détermination d'un substratum particulier, servant d'organe à cette faculté, et, en s'appuyant sur les découvertes les plus récentes de la fécondation dite sexuelle, on est arrivé à admettre que l'hérédité devait résider dans une substance particulière, un idioplasma localisé dans les noyaux. Cet idioplasma, on l'a assimilé à la chromatine, et je crois avec raison. Mes observations sur les Ciliés semblent bien démontrer, en effet, que la chromatine seule peut servir de substratum aux facultés héréditaires. Toutes les autres parties constituantes des noyaux fécondateurs sont instables et inconstantes ; seule, elle se maintient invariable avec toutes ses propriétés et sa structure élémentaire, pendant toute la durée de l'évolution karyogamique. En outre, nous avons déjà vu plus haut, que chez certaines espèces, comme les Loxophylles, les Spirostomes et les Oxytrichides, au début de la formation des pronucleus, elle constitue à elle seule toute leur substance.

Dans ces cas, le pronucleus mâle échangé n'apporte à son nouvel hôte aucune autre substance figurée, et il faut de toute nécessité admettre que la chromatine qui le constitue est le support des nouvelles propriétés régénératrices et évolutives, qui vont se développer à la suite de sa copulation avec le pronucleus femelle. La chromatine répond donc parfaitement aux conditions de constance et de continuité que doit nécessairement posséder un substratum matériel de propriétés se transmettant, par hérédité, de génération en génération.

Maintenant que nous avons résumé le plus exactement possible les conditions et les effets de la fécondation, il nous faut reprendre la suite de notre revue des phénomènes internes de la conjugaison. Nous l'avons laissée à la fin du stade E, c'est-à-dire à la fin de la copulation des pronucleus. A ce moment, la fécondation est entièrement achevée et les processus qui suivent n'ont plus d'autre but que le rétablissement du dualisme nucléaire spécial aux Ciliés. Ce rétablissement s'effectue au moyen de nouvelles mitoses (stades F

et G), suivies d'une différenciation et d'un accroissement des produits de ces mitoses (stade H).

Le nouveau noyau de rajeunissement entre, en effet, immédiatement en évolution ; mais, comme nous l'avons vu au commencement de ce chapitre, les stades et le nombre des produits de cette nouvelle évolution varient considérablement d'une espèce à l'autre. Les mitoses peuvent, suivant les cas, être au nombre d'une seule (*Chilodon*), de deux (*Paramecium bursaria* et *aurelia*, *Colpidium*, *Oxytrichides*, etc.), de trois (*Paramecium caudatum*, *Cryptochilum*, *Vorticellides*) et même de quatre dans certains cas anormaux (*P. caudatum*, *Vorticella cucullus*). Les produits de ces mitoses varient dans la même proportion et, suivant les espèces, sont au nombre de deux, de quatre, de huit ou de seize. Nous constatons encore la même variabilité, dans la marche suivie, par chaque espèce, pour revenir à l'état normal. Chez les *Chilodon*, ce retour se fait immédiatement par la simple différenciation des produits de l'unique mitose, dont l'un s'arrête à l'état de micronucleus et l'autre s'accroît en macronucleus. Chez les *Oxytrichides*, le retour est également simple ; avec cette petite différence cependant, qu'un des quatre produits des deux mitoses disparaît par résorption, tandis que deux autres se transforment en micronucleus et le quatrième en macronucleus. Chez le *Paramecium aurelia*, le *Colpidium*, le *Glaucome*, etc., le retour à l'état normal ne s'effectue qu'après une première bipartition ; chez le *Paramecium caudatum*, après deux bipartitions ; et chez les *Vorticellides*, après trois bipartitions.

Ces variations représentent les formes régulières et normales de cette évolution pour des Infusoires placés dans de bonnes conditions alimentaires. Mais d'autres variations peuvent encore se produire, lorsque les ex-conjugués manquent de nourriture, sans que pour cela le résultat final en soit modifié. Nous avons vu, en effet (p. 207), qu'en privant d'aliments le *Paramecium caudatum*, au sortir de la conjugaison, cet Infusoire faisait alors retour à l'état normal par une simple fusion des quatre nouveaux corps nucléaires. Je crois,

d'ailleurs, que cette fusion de noyaux s'effectue encore très fréquemment chez les Cryptochilum, les Cyclidium et les Coleps, où leur nombre est toujours de sept, comme chez les Vorticellides. Cette fusion de noyaux végétatifs n'est pas un phénomène particulier aux Ciliés. Strasburger[1] en a signalé d'assez nombreux cas dans le règne végétal.

La seconde moitié de la conjugaison se distingue donc de la première par l'extrême variabilité de ses processus. La première, bien que s'effectuant au début avec des organes en nombre très différents, suivant les espèces, est toujours renfermée dans des stades strictement limités dans leur nombre et dans leurs effets. Le résultat final, production, échange et copulation des pronucleus, est d'une identité absolue chez toutes les espèces. Cette uniformité nous démontre que nous sommes là en présence de phénomènes d'une signification et d'une importance générales, dont chacune des phases, d'une rigoureuse nécessité, est réglée par les lois supérieures, sinon universelles, du moins fort générales de la fécondation. Dans la seconde moitié, nous voyons tout le contraire. Le point initial est le même pour toutes les espèces ; mais, dès la seconde étape, tout devient changeant et variable avec chacune d'entre elles, et même pour une seule espèce, suivant les conditions de milieu où elle se trouve placée. Cette variabilité est la preuve de l'importance secondaire et particulière de cette seconde partie des processus. Leur but est, en effet, le retour à l'état normal des ex-conjugués. Comme cet état normal varie, suivant chaque espèce, les processus de retour peuvent et doivent également varier. Ces derniers processus sont tout à fait particuliers aux Ciliés et résultent de l'état de dualisme de leur appareil nucléaire.

A la fin du stade G, nous avons constaté, chez toutes les espèces,

[1] *Zellbildung und Zelltheilung*, 3e édit., 1880, p. 24-27, 42, 316, 340 et 356, *Id.*, *Ueber Kern und Zelltheilung im Pflanzenreiche*, 1888, p. 48. — Voir également Berthold, *Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel*, t. II, 1881, p. 77. Fusion de noyaux dans le jeune sporange des *Derbesia*.

l'influence directrice du cytoplasme, sur l'évolution ultérieure des nouveaux corpuscules nucléaires. Il sont, en effet, tous semblables entre eux et rien dans leur forme, leur structure ou leur volume, ne fournit le moindre indice sur la différence d'évolution, à laquelle ils vont être appelés. Ceux de la région postérieure du corps seront frappés d'arrêt de développement et se transformeront en micronucleus, tandis que ceux de la région antérieure continueront à se développer et s'accroîtront, en prenant le volume et la structure des noyaux végétatifs ordinaires. Chez les Oxytrichides, cette influence directrice du cytoplasme se fait sentir dès la fin du stade F. En effet, bien que les deux noyaux filles, résultant de cette première mitose, se redivisent l'un et l'autre pendant le stade G, le nouveau corps nucléaire dérive toujours de celui de ces deux premiers noyaux filles qui était situé le plus en avant.

La différenciation des nouveaux micronucleus s'effectue par un véritable arrêt de développement. Absolument identique à leurs congénères de l'avant, au moment de leur première formation, ils se fixent dans cet état rudimentaire, et, au lieu d'évoluer et de s'accroître comme les autres, ils éprouvent plutôt un léger mouvement de régression. Chez beaucoup d'espèces, en effet, leur chromatine se tasse et se condense en prenant la structure compacte caractéristique du micronucleus au repos chez les Infusoires. Figés, pour ainsi dire, dans cet état rudimentaire, ils demeureront désormais inactifs dans les phénomènes de la vie végétative de leur hôte, attendant le retour d'une nouvelle période d'activité fécondatrice. Les termes de noyaux d'attente, ou encore de noyaux latents, comme les appelle M. Binet[1], sont donc parfaitement exacts. Dans cette différenciation des micronucleus, nous retrouvons encore une variabilité tout aussi grande que celle décrite plus haut pour l'ensemble de la seconde période de conjugaison. En effet, chez les *Colpidium*, les *Paramecium bursaria* et *aurelia*, etc., les deux petits noyaux postérieurs revêtent la

[1] A. Binet, *Études de psychologie expérimentale*, Paris, 1888, p. 181.

forme de micronucleus ; chez le *Paramecium caudatum*, un seul persiste en micronucleus, tandis que les trois autres disparaissent par résorption ; chez les *Oxytrichides*, deux persistent et un disparaît ; enfin chez les *Vorticellides*, les *Cryptochilum*, les *Coleps*, un seul corpuscule se transforme en micronucleus, tandis que les sept autres évoluent et s'accroissent en nouveaux macronucleus. Il eût été intéressant de déterminer exactement le point de départ de cette différenciation chez ces dernières espèces ; mais je n'y ai pas réussi.

La différenciation et le développement des nouveaux corps nucléaires pendant le stade H paraissent, dans leurs traits généraux, s'effectuer d'une façon assez uniforme chez toutes les espèces. Cet accroissement de noyaux est un phénomène tout particulier et d'une extrême importance pour la connaissance de la structure intime des nucleus et des rapports, entre eux, de leurs éléments constitutifs. Il méritait une étude approfondie et toute spéciale, que je n'ai pas eu le temps de lui consacrer. L'esquisse que je vais en tracer ne fera donc qu'effleurer quelques-unes des questions, que son étude complète comporterait.

Ainsi que nous l'avons déjà dit plusieurs fois, tout au début du stade H, les futurs micronucleus et les futurs macronucleus sont, dans leur forme, leur volume et leur structure, absolument identiques entre eux. Ils ont une origine commune et représentent deux à deux les moitiés égales d'un même noyau mère, divisé pendant la mitose G. Leur forme est celle de petites sphères, mesurant 2 à 3 μ et composées d'une fine membrane périphérique, enveloppant une trame plasmique délicate, qui remplit uniformément toute la cavité délimitée par cette membrane. La trame plasmique est assez dense et paraît composée de filaments déliés, repliés sur eux-mêmes en contours sinueux et peut-être anastomosés et enchevêtrés en un peloton serré. A ce moment, les teintures microchimiques y décèlent nettement la présence d'éléments chromatiniens ; la coloration générale obtenue est toujours assez faible. Il semble donc que le hyaloplasme l'emporte beaucoup en quantité. Sous quelle forme et

avec quelle disposition cette chromatine se trouve-t-elle dans ces petits noyaux rudimentaires? C'est ce qu'il est assez difficile de dire, étant donnée l'extrême finesse de ces structures. Quelquefois, j'ai cru la voir sous la forme de fines granulations; d'autres fois il m'a semblé qu'elle imprégnait, à l'état diffus, les filaments de la trame générale.

La première modification apparente des nouveaux corps nucléaires consiste dans un accroissement de leur volume. Cet accroissement se fait par une sorte de dilatation de la membrane périphérique, qui se gonfle de toutes parts, en se détachant et s'écartant de la trame plasmique interne. Celle-ci, en effet, ne paraît tout d'abord pas bouger. Le vide, ainsi créé entre elle et la membrane, se remplit d'un suc liquide hyalin, dans lequel, par conséquent, le peloton plasmique baigne de toutes parts. Lorsque, à la suite de cette accumulation de suc intranucléaire, les petits noyaux ont doublé ou même triplé de diamètre, le peloton plasmique s'accroît à son tour, en envahissant peu à peu toute la cavité nucléaire. Pendant cette première période de son accroissement, il conserve l'aspect et la structure que nous lui avons décrite au début.

Mais, un peu plus tard, cette trame plasmique continuant à s'accroître, se tasse en devenant de plus en plus dense, et finit même, chez quelques espèces (Paramécies), par prendre un aspect si compact, qu'elle en paraît tout homogène, à l'exception toutefois d'une petite vacuole centrale contenant quelquefois de fines granulations, vacuole que Balbiani avait prise pour la vésicule germinative de ses prétendus œufs. Chez d'autres espèces, au contraire (Oxytrichides), la trame conserve son aspect filamenteux, mais les filaments se sont fortement épaissis, en se tassant les uns contre les autres dans leurs nombreux replis. En cet état, les noyaux ne se colorent plus du tout par les teintures micro-chimiques. Il semble que la petite quantité de chromatine du début ait disparu. Je crois plutôt qu'elle est toujours présente; mais que ne s'étant pas accrue, tandis que le hyaloplasme, au contraire, a beaucoup augmenté son volume, elle est répandue à l'état diffus dans ce hyaloplasme, mais en trop

faible proportion pour le rendre colorable d'une façon sensible[1].

Quoi qu'il en puisse être, à cette phase incolore en succède une dernière, pendant laquelle les noyaux reprennent peu à peu leur propriété colorable. Cette propriété s'accentue graduellement de plus en plus, et finit par atteindre le degré normal de l'espèce. Simultanément, la masse fondamentale plasmique revêt la structure normale des noyaux. La vacuole centrale des Paramécies s'efface, et les gros filaments des Oxytrichides s'amincissent, en s'étirant. Le volume de ces noyaux s'est encore accru. A ce moment, ils sont arrivés à maturité, et on les voit alors reprendre la forme typique et caractéristique de chaque espèce. Il y a cependant, dans ce retour à la forme normale, quelques différences notables, suivant les espèces. Ainsi, chez les Oxytrichides et les Euplotes, il se fait immédiatement, tandis que chez les Vorticellides, il ne s'effectue qu'après deux et trois bipartitions. Mais ces variations, comme toutes celles de la seconde période de la conjugaison, n'ont qu'une importance secondaire.

L'accroissement des nouveaux macronucleus, tel que nous venons de le décrire, a pour conséquence un fait extrêmement important, et pour le moment parfaitement inexpliqué. Ces noyaux, en effet, perdent la faculté de se diviser par karyomitose, et dorénavant ne se multiplieront plus que par simple étranglement. En même temps, leur fonction, devenue purement végétative, se bornera à présider à la nutrition, à l'accroissement et à la multiplication agame. Ils ont perdu toute faculté de karyogamie rajeunissante. Quel lien peut bien exister entre cette modification régressive de structure et cette

[1] Inutile d'insister pour faire remarquer combien toute cette description est opposée aux idées de Gruber (*Berichte der naturfor. Gesellschaft zu Freiburg i. B.*, t. II, 1886, p. 20) et de Plate (*Zoologische Jahrbücher*, t. III, 1888, p. 187). — D'après eux, le développement du nouveau macronucleus se ferait par l'absorption du plasma macronucléaire primitif, dissous pendant la conjugaison. Cet accroissement, au contraire, ne peut être qu'un accroissement ordinaire par intussusception. Les fragments nucléaires, en se dissolvant, sont digérés et leur substance assimilée perd totalement sa nature nucléaire.

spécialisation fonctionnelle? C'est ce qu'il est impossible de dire actuellement.

Nous retrouvons toujours la même variabilité dans la durée de ce stade H. Nous avons, en effet, vu que, chez les *Paramecium caudatum*, *P. aurelia*, *Leucophrys patula* et les Vorticellides, les ex-conjugués recommencent à prendre des aliments dès les premières phases du stade H, et par conséquent quelques heures seulement après la fécondation. La première bipartition, chez ces espèces, se produit donc dans un délai un peu variable suivant la température, mais ne dépassant jamais beaucoup vingt-quatre heures après la disjonction. Chez d'autres espèces, au contraire, comme les Colpidium, les Prorodon, les Loxophylles, les Spirostomes, les Oxytrichides et les Euplotes, il s'écoule toujours plusieurs jours entre le moment de la fécondation et celui où les ex-conjugués recommencent à prendre de la nourriture. Pendant cette longue période, ces animalcules vivent dans un état d'inertie complète au point de vue végétatif, et, quand ils se trouvent isolés sans que rien vienne les tourmenter, ils demeurent immobiles la plupart du temps. J'ai essayé de trouver la raison d'être de différences aussi considérables. Tout d'abord ayant constaté ces longs états d'inertie chez des espèces du groupe des Hétérotriches et des Hypotriches, je pensai que leur cause pouvait résider dans l'organisation de l'appareil buccal et son mode de régénération par des mues. Mais plus tard, quand je les eus également reconnus chez une espèce aussi voisine des Paramécies que le *Colpidium colpoda*, je dus renoncer à cette hypothèse. Je crois plutôt que la véritable raison doit en être recherchée dans le mode d'élimination de l'ancien noyau. Nous constatons, en effet, que chez toutes les espèces à longue période d'inertie végétative, ce noyau, en outre de la fragmentation, se désorganise en totalité de bonne heure. Il en résulte qu'au moment de la disjonction, il n'existe plus qu'à l'état de débris amorphes en voie de résorption. Ces Infusoires sont forcés d'attendre que les corps nucléaires de rajeunissement aient atteint un développement suffisant, pour pré-

sider aux phénomènes d'accroissement végétatif. Chez les deux Paramécies citées plus haut, au contraire, les fragments nucléaires conservent longtemps leur structure intime, et, comme nous le savons, peuvent même venir se réincorporer de toute pièce aux nouveaux noyaux de rajeunissement. Ces fragments nucléaires continuent très probablement à jouer leur rôle directeur des phénomènes végétatifs, et permettent ainsi aux Paramécies de prendre des aliments et de s'accroître, avant que les nouveaux noyaux soient encore assez développés pour présider à cette fonction. J'ai la certitude que certaines Vorticellides se comportent comme les Paramécies et en ce qui concerne la *Leucophrys patula,* nous ne devons pas oublier que sa disjonction est très tardive et s'effectue à une époque où les nouveaux noyaux sont déjà très développés.

Nous voici arrivés à la fin de l'évolution micronucléaire. Il ne nous reste plus, pour achever le résumé des phénomènes internes, qu'à dire quelques mots du rôle et du sort de l'ancien macronucleus. Celui-ci, comme nos recherches l'ont démontré, est destiné à s'effacer et à disparaître pour céder la place au nouveau noyau de rajeunissement. Ce remplacement constitue même le principal effet de la conjugaison, envisagée au point de vue de son évolution morphologique. L'élimination de l'ancien noyau s'effectue, suivant les espèces, de façons un peu différentes. Chez les Colpidium, Leucophre, Glaucome, Cryptochilum, Cyclidium, Prorodon, Spirostome, Climacostomum, il se désorganise tout d'une pièce et fond peu à peu par une résorption lente, ressemblant à une véritable digestion. Chez les Oxytrichides, les Loxophylles, les Euplotes et les Vorticellides, cette résorption est précédée d'une fragmentation; enfin chez les deux grandes Paramécies, la fragmentation elle-même est préparée par un déroulement préalable de la masse nucléaire, qui s'étire en longs rubans.

Ces différences de processus n'ont aucune importance, puisqu'ils aboutissent tous au même résultat : l'élimination de l'ancien noyau. Je crois même que, dans certains cas, cette élimination peut, comme

quelques auteurs l'ont affirmé, se faire par le rejet des fragments nucléaires avec les fèces.

Cette élimination est absolue et se répète en totalité à chaque conjugaison, chez la plupart des espèces étudiées par nous. Il en est cependant quelques-unes, comme l'*Euplotes patella*, le *Paramecium caudatum*, pour lesquelles nous avons la certitude que, le plus souvent, elle peut n'être que partielle, et que des fragments de l'ancien noyau conservés viennent se fondre et s'incorporer avec le nouveau. Ces exceptions qui, tout d'abord, peuvent sembler embarrassantes, n'ont cependant rien de surprenant. Les Infusoires, lorsqu'ils se conjuguent en pleine maturité karyogamique, bien qu'à la veille d'entrer dans la période de dégénérescence sénile, n'ont encore subi aucune de ses dégradations irrémédiables. Leur ancien noyau jouit donc de toutes ses propriétés vitales, et si les conditions occasionnelles de la conjugaison ne s'étaient pas rencontrées, il eût continué, pendant des générations agames encore assez nombreuses, de présider à leur développement végétatif. Dès lors, on conçoit sans peine que, dans certains cas particuliers, quelques-uns de ces fragments nucléaires puissent échapper à l'influence désorganisatrice, exercée par la conjugaison sur le macronucleus primitif, et qu'après s'être ainsi maintenus, ils viennent se fusionner avec le noyau de rajeunissement. Cette fusion ne diffère en rien de celle que nous avons constatée chez le *Paramecium caudatum* entre les nouveaux corps nucléaires, dans les cas de disette d'aliments.

En terminant ce chapitre, il est encore une question que nous devons poser. Cette évolution fécondatrice, telle que nous venons de la résumer dans ses traits généraux, se répète-t-elle uniforme et constante chez toutes les espèces de Ciliés? Pour répondre d'une façon absolument rigoureuse à cette question, il faudrait avoir étudié la fécondation chez toutes les espèces. J'ai fait le relevé de celles rencontrées jusqu'ici à l'état de syzygie par les divers observateurs, et j'en ai compté 119, dont 52 Holotriches, 29 Péritriches, 23 Hypotriches, 13 Hétérotriches et 2 Oligotriches, aux-

quels on peut ajouter 13 Acinétiens. Malheureusement, pour la grande majorité de ces 119 Ciliés, nous ne savons absolument rien des phénomènes internes, et ceux chez lesquels nous les connaissons à peu près exactement, se réduisent à 16 Holotriches, 6 Hypotriches, 3 Péritriches et 3 à 4 Hétérotriches. Mais, d'un autre côté, chez les 25 à 30 espèces étudiées, ces phénomènes internes se répètent avec une uniformité parfaite. En outre, cette uniformité semble découler nécessairement du dualisme de l'appareil nucléaire de ces Protozoaires. Pour ces raisons et en nous conformant aux lois de l'analogie, je crois que nous pouvons affirmer la constance et l'uniformité de cette évolution chez toutes les espèces où ce dualisme nucléaire existe. Dans un chapitre précédent (p. 387), nous avons prouvé que ce dualisme est de règle absolue chez tous les Ciliés, à part une ou deux exceptions douteuses, portant sur des espèces parasites. Il est donc permis de croire que, chez tous ces êtres, l'évolution fécondatrice suit un cours uniforme.

Rappelons encore ici les nombreux cas de conjugaisons avortées que nous avons observés chez certaines espèces (*Stylonichia pustulata*, *Onychodromus grandis*, *Euplotes patella*, *Leucophrys patula*), qui continuent à s'accoupler, bien qu'arrivées à un degré de dégénérescence sénile très avancé[1]. Dans ces accouplements tardifs, la destruction de l'ancien noyau suit la marche normale, et le micronucleus, s'il existe encore au début, impuissant à parcourir son évolution fécondatrice, disparaît également. Il en résulte que les gamètes, au sortir de la conjugaison, se trouvent bientôt complètement énucléées. C'est ainsi que s'expliquent les cas d'Infusoires sans noyau, déjà signalés plusieurs fois par Bütschli[2], Balbiani, Jickeli et Gruber. Moi-même j'ai rencontré à plusieurs reprises, sur mes préparations, des *Paramecium caudatum*, *Colpidium colpoda* et *Cryptochilum nigricans* dépourvus de toute trace d'appareil nucléaire. Ces Infusoires énucléés ne se nourrissent plus et ne tardent pas à périr, comme

[1] *Archives de zoologie*, t. VI, 1888, p. 259.
[2] *Protozoa*, p. 1491.

nous l'avons décrit pour les gamètes avortées de la *Stylonichia pustulata* (p. 329) et de l'*Euplotes patella* (p. 353). La destruction nucléaire causée ici par l'avortement de la fécondation, place ces gamètes exactement dans la même situation où Gruber, dans ses célèbres expériences [1], mettait ses Stentors énucléés artificiellement. Dans ces deux cas, d'ailleurs, les résultats sont exactement les mêmes ; ces Infusoires énucléés sont devenus incapables de se régénérer et de maintenir leur existence. Mes observations viennent donc confirmer, par une voie toute différente et naturelle, les ingénieuses expériences du savant professeur de Fribourg qui, d'ailleurs, avaient été répétées par Balbiani [2] avec des résultats parfaitement semblables.

En résumé, ces études expérimentales sur la conjugaison des Ciliés jettent un grand jour sur le rôle et les fonctions de l'appareil nucléaire en général. Chez les Ciliés, où cet appareil s'est dédoublé sous l'influence d'une division du travail physiologique, nous le trouvons constitué par deux organes de structures différentes et présidant chacun à des fonctions distinctes et spéciales. Le macronucleus a sous sa direction toutes les fonctions destinées à l'entretien et à l'accroissement des individus. C'est lui qui préside au bon fonctionnement des organes de la vie végétative et à la conservation des formes individuelles. Sans lui, le cytoplasme perd toute faculté de vivre et de réparer les lésions accidentelles ou les déchets des échanges de la circulation vitale. Le micronucleus, au contraire, veille à la conservation de l'espèce et a pour fonction principale l'entretien des puissances vitales générales. C'est en lui que réside la faculté de rajeunissement qui permet aux Infusoires de se propager indéfiniment. C'est encore lui qui sert de substratum aux propriétés héréditaires et veille ainsi à la transmission des qualités et facultés particulières qui constituent les espèces et les races.

[1] *Biologisches Centralblatt*, t. IV, 1884-85, p. 717, et t. V, 1885-86, p. 137. — *Ib.*, *Berichte der naturf. Gesellschaft zu Freiburg i. B.*, t. 1, 1886.

[2] Binet, *Revue philosophique*, t. XXIV, 1887, p. 602, et *Études de psychologie expérimentale*. Paris, Doin, in-12, 1888, p. 213.

XXII. ESQUISSE D'UNE THÉORIE GÉNÉRALE DE LA FÉCONDATION.

Nous avons suivi les phénomènes de la fécondation chez les Ciliés dans tous les détails de leurs processus et de leurs effets. Il nous faut maintenant rechercher en quoi ils se rapprochent ou diffèrent des mêmes phénomènes chez les autres êtres vivants, tels qu'ils sont actuellement connus. Cette comparaison pourra servir à confirmer ou à éclaicir quelques points douteux et, par contre-coup, jettera quelque lumière sur les lois générales de la fécondation.

Si nos connaissances sur les conditions de la fécondation dite sexuelle eussent été plus étendues et plus avancées, on eût pu entreprendre cette comparaison, en suivant une marche méthodique, basée sur les probabilités d'ordre évolutif de ces phénomènes et elle eût ainsi acquis un beaucoup plus grand intérêt. Tout, en effet, nous engage à croire que ces conditions ont varié, qu'elles ont parcouru une évolution, dont il sera possible de retrouver les diverses étapes, lorsque les phénomènes fécondateurs seront intégralement connus chez des représentants des groupes les plus divers des êtres vivants. En outre, cette comparaison méthodique aurait permis de faire la distinction dans ces phénomènes, entre ceux qui constituent l'essence même de la fécondation générale et ceux qui, d'ordre secondaire, sont venus s'y ajouter par des adaptations particulières. Malheureusement nous sommes loin d'approcher de cet idéal et nos connaissances actuelles sont tellement insuffisantes et fragmentaires, qu'il est des groupes d'êtres vivants entiers chez lesquels on discute même l'existence d'un rajeunissement karyogamique ; que, chez d'autres groupes assez nombreux, on n'en connaît que les manifestations extérieures, et enfin que le nombre de ceux, chez lesquels les phénomènes fécondateurs ont été étudiés dans leur ensemble, est en réalité assez faible.

Étant donné cet état des choses, je me contenterai de suivre l'ordre des classifications, en commençant d'abord par les animaux et terminant par les végétaux, et afin de ne pas allonger ce Mémoire outre

mesure, je ferai ces comparaisons les plus brèves possibles. Nous n'insisterons un peu que dans les cas où les phénomènes intimes, connus avec quelques détails, peuvent donner lieu à des rapprochements intéressants.

Dans le groupe des Protozoaires, nous trouvons, chez les Rhizopodes, les Héliozoaires et les Gregarinidiens, quelques cas dans lesquels on a observé des copulations avec fusion définitive et complète des individus, ou bien de simples conjugaisons suivies de séparation. Les phénomènes externes seuls sont connus. La véritable signification de ces copulations et conjugaisons est donc bien difficile à préciser. Dans l'ordre des Flagellés, on connaît un certain nombre de faits, dans lesquels la fécondation s'affirme d'une façon assez nette. Elle se manifeste par des copulations et fusions de gamètes, tantôt égales, tantôt inégales. Dans ce dernier cas, la gamète la plus grosse est considérée comme jouant le rôle d'ovule, l'autre celui de spermatozoïde. On a constaté en outre, chez deux ou trois espèces, la fusion des deux noyaux. Mais on ignore totalement si ces noyaux sont le produit d'une filiation particulière. Les conditions physiologiques de ces copulations de gamètes, ainsi que leurs rapports avec les générations agames, sont également inconnus. On peut donc le dire, l'essence de ces phénomènes, dont les différenciations sexuelles extérieures sont si claires, est encore fort obscure. Il est donc inutile d'en essayer une comparaison, avec ce que nous connaissons chez les Ciliés.

Avec les Métazoaires, nous pénétrons sur un terrain beaucoup mieux exploré. Une série de brillantes découvertes, inaugurées, il y a déjà plus de quinze ans, par Bütschli et continuées par les travaux de Hertwig, de Fol, d'Ed. van Beneden, de Platner, de Carnoy et de Boveri, nous ont fait connaître les phénomènes intimes de la fécondation dans ses détails les plus minutieux. Nous trouverons donc là de riches et intéressants objets de comparaison.

Ces comparaisons ne pouvant avoir de signification qu'entre éléments homologues, toute une partie des phénomènes de la féconda-

tion chez les Métazoaires ne trouve rien de correspondant chez les Ciliés. Nous savons, en effet, qu'ils sont complètement dépourvus d'organes sexuels et que même les cellules dites sexuées (ovules et spermatozoïdes), chargées spécialement de la fécondation chez les Métazoaires, n'ont ici aucun équivalent.

Il est cependant, dans la conjugaison des Ciliés, un processus essentiel, qui jusqu'à un certain point, peut se comparer à quelques-uns des processus sexuels des Métazoaires. Il s'agit de l'acte même de la conjugaison, du rapprochement et de l'union des deux gamètes. Cette union ne correspond évidemment pas complètement à l'accouplement des êtres supérieurs. Celui-ci a, en effet, pour but le rapprochement et la mise en contact de cellules sexuées, qui n'existent pas chez les Ciliés. Mais, d'un autre côté, la conjugaison de ces derniers permet l'échange des pronucleus et, en ce sens, représente un accouplement réel. On peut encore mieux la rapprocher de la copulation des cellules sexuées des Métazoaires, tout en formulant certaines restrictions. Ces dernières, en effet, sont différenciées sexuellement, et leur copulation est définitive, tandis que, chez les gamètes des Ciliés, il n'existe aucune différenciation et que leur copulation, chez la plupart des espèces, est momentanée. Cependant, dans les deux cas, le but essentiel et final de ces unions est le rapprochement et la fusion des pronucleus mâle et femelle. En outre, les différenciations sexuelles des cellules fécondatrices des Métazoaires n'ont qu'une importance secondaire, puisque la cellule spermatique, en tant que cellule, est presque toujours réduite à un minimum extrême de volume et que de plus elle est destinée à disparaître dans la fécondation, son rôle unique étant de servir de véhicule au pronucleus mâle. On ne saurait donc refuser absolument à la syzygie des gamètes de Ciliés un caractère sexuel.

Ce caractère sexuel s'affirme encore plus nettement dans l'action que la syzygie exerce sur le micronucleus. Ce noyau spécial, comme toute la suite de ce chapitre le démontrera, est l'homologue du noyau des cellules germinatives, produites par les glandes géni-

tales des Métazoaires. On peut donc le considérer comme un véritable *noyau germinatif*, contenant en puissance tout le devenir de l'espèce. Inactif dans toutes les phases de la vie végétative, il entre immédiatement en évolution, dès que deux gamètes viennent à s'unir. La conjugaison exerce donc sur cet organe une excitation particulière, excitation qui, évidemment, appartient à la série des processus qualifiés de sexuels.

La fécondation des Ciliés, tout en conservant encore un caractère sexuel, se trouve pour ainsi dire réduite à ses éléments les plus simples et les seuls essentiels : les noyaux fécondateurs ou noyaux germinatifs. C'est donc avec l'évolution et le rôle de ces noyaux chez les Métazoaires que nous devrons surtout établir nos comparaisons.

Le micronucleus, pendant le stade d'accroissement A, peut être homologué au noyau de la cellule œuf pendant l'ovogenèse et, à la fin de son développement, avant d'entrer dans le stade B, il correspond à la vésicule germinative arrivée à maturité, et prête à l'élimination des globules polaires. Cette comparaison, en outre des raisons empruntées à l'analogie de situation évolutive, peut encore s'appuyer sur les similitudes de structure élémentaire. Le micronucleus à la fin du stade A, ainsi que la vésicule germinative à maturité, représentent des noyaux très gonflés de suc nucléaire et à réseau plasmique interne toujours peu serré [1].

La longue durée de la période d'accroissement du stade A, correspond aux phases de développement de l'ovogenèse, pendant lesquelles les cellules germinatives primitives arrivent à se transformer en œufs mûrs. Il ne serait même pas surprenant que, plus tard, lorsqu'on connaîtra ces phénomènes d'ovogenèse chez un plus grand nombre de types, on ne retrouve, dans l'accroissement de la vésicule germinative, des phases présentant des formes plus ou moins analo-

[1] Les noyaux des cellules germinatives primitives, tels que Hamann les décrit (*Jenaische Zeitschrift*, t. XXI, 1887, p. 518 et 521), avec leur volume considérable et leur structure vésiculeuse, claire, et contenant une proportion énorme de suc nucléaire, par rapport à la faible quantité de chromatine, correspondent parfaitement au micronucleus du stade A.

gues à celles qui caractérisent d'une façon si curieuse ce stade chez certains Ciliés.

Je crois qu'il est encore possible d'aller plus loin et de comparer les cas de multiplicité micronucléaire des Oxytrichides, des Hétérotriches et de tant d'autres espèces, aux cas si nombreux d'ovogenèse, dans lesquels plusieurs cellules germinatives sœurs se fusionnent soit pour constituer un seul œuf (Hydraires[1], cellules anticlines des Angiospermes[2]), soit pour constituer le follicule ovarien (Chitonides[3]), fusion accompagnée de la résorption de tous les noyaux primitifs à l'exception d'un seul, qui se transforme en vésicule germinative.

Je suis persuadé que tous ces noyaux primitifs sont parfaitement équivalents entre eux et que si l'un d'eux seulement persiste et continue l'évolution, il ne le doit qu'au hasard d'une situation privilégiée, qui détermine son sort, exactement comme cela a lieu dans plusieurs phases de l'évolution micronucléaire des Ciliés. Ces noyaux primitifs multiples sont donc les équivalents des micronucleus multiples des Ciliés. L'unique différence entre eux est que leur élimination se fait, chez les Métazoaires, à une phase plus précoce que chez les Ciliés. L'origine de ces noyaux, provenant de cellules distinctes, ne s'oppose pas à ce rapprochement, puisque en premier lieu, ces cellules sont toutes sœurs entre elles et que, descendant d'une cellule germinative primitive unique, leurs noyaux sont entre eux dans le même rapport génésique que les micronucleus multiples des Ciliés, et qu'en second lieu, l'absorption et la fusion des cytoplasmes entre eux n'ont aucune importance essentielle dans la fécondation.

Cette homologie du micronucleus avec la vésicule germinative des Métazoaires ainsi présentée, néglige un caractère important et essentiel du premier de ces organes. Le micronucleus, en effet, re-

[1] Korotneff, *Archives de zoologie*, t. VI, 1888, p. 21, pl. I et II.

[2] Van Tieghem, *Traité de botanique*, 1884, p. 854, fig. 542 et 543.

[3] Garnault, *Archives de zoologie*, t. VI, 1888, p. 83, pl. VI et VII.

présente un appareil fécondateur hermaphrodite[1] réunissant, confondus dans sa substance, les éléments des deux futurs noyaux fécondateurs. Il correspond donc à la vésicule germinative plus le noyau spermatique des Métazoaires. Cette réunion n'a rien qui doive nous surprendre et rien de contradictoire avec l'homologie défendue ici. En effet, comme le dit Balfour [2], s'il existe des formations dont l'identité soit hors de doute dans tout le groupe des Métazoaires, ce sont à coup sûr l'œuf et le spermatozoïde. Cette identité est si parfaite, que, chez certaines espèces (Huîtres, Gastéropodes pulmonés, Synaptes[3]), les deux produits sexuels peuvent dériver de l'épithélium d'un même follicule de la glande génitale unique. Chez ces êtres à organisation complexe, cet hermaphrodisme est devenu cellulaire, et le même organe, sous l'influence de circonstances accessoires (époques diverses de maturité), produit tantôt des cellules germinatives mâles, tantôt des cellules germinatives femelles; mais leurs noyaux n'en sont pas moins dans un rapport génésique très intime, puisqu'ils dérivent tous d'une source commune. Chez les Ciliés, l'hermaphrodisme est resté simplement nucléaire. Le micronucleus répond donc à la totalité des noyaux germinatifs d'une glande génitale hermaphrodite de Métazoaire. Remarquons, en outre, combien cette homologie bien établie apporte un puissant argument à la théorie de l'identité des noyaux germinatifs mâles et des noyaux germinatifs femelles.

Un autre point de ressemblance du micronuleus avec la vésicule germinative est la continuité ininterrompue d'individualités que ces deux organes conservent pendant toute l'évolution des processus de la fécondation. Pendant assez longtemps, on a cru qu'au mo-

[1] Le terme *hermaphrodite*, employé ici, n'a et ne peut avoir aucune signification sexuelle, puisque, comme nous l'avons déjà dit (p. 425), le micronucleus et ses produits sont toujours dépourvus de toute espèce de sexualité. Il signifie seulement que cet organe contient en lui-même et engendre simultanément un pronucleus d'échange (pronucleus mâle) et un pronucleus non échangé (pronucleus femelle).

[2] *Traité d'embryologie*, trad. française, t. II, p. 682.

[3] HAMANN, *Jenaische Zeitschrift*, t. XXI, 1887, p. 517.

ment de ce phénomène, la vésicule germinative disparaissait, en se dissolvant en totalité dans le protoplasme de l'œuf. Haeckel avait même basé sur cette prétendue disparition toute une théorie phylogénique d'un retour atavique des Métazoaires à un état monérien, dépourvu de toute espèce de noyau, au début de l'ontogénie. Aujourd'hui encore, quelques auteurs ont peine à se défaire de cette fausse idée [1], dont l'illogisme est cependant assez évident. En effet, il est bien établi maintenant que les processus de la fécondation sont des phénomènes essentiellement nucléaires. Ils n'ont pu apparaître et se développer qu'après que les Monères primitives (si elles ont existé) se furent élevées à un degré d'organisation supérieur, et eurent passé de l'état de cytode énucléée à l'état de cellule nucléée. Les êtres, dont l'ontogénie procède d'une fécondation, n'ont donc pas à repasser, dans leur développement, par un état placé en dehors des limites ataviques de leur évolution actuelle. Au point de vue phylogénique, un stade monérien n'a pas de raison d'être dans leur ontogénie.

Cette prétendue phase monérienne était cependant basée sur un fait d'observation réel, mais mal vu. La vésicule germinative, pendant les prophases des deux mitoses polaires, subit une profonde modification et perd une grande partie de sa substance. Sa membrane, son réseau hyaloplasmique, ses nucléoles, fondent en se dissolvant pour ainsi dire dans le cytoplasme ambiant [2]. Elle est alors extrêmement difficile à distinguer. Mais elle n'est pas disparue pour cela ; car les éléments détruits ne représentaient que les parties accessoires et variables de sa structure. Les parties essentielles, celles auxquelles est attaché son caractère personnel, les éléments chromatiques, demeurent toujours présentes et intactes, et servent de centres à la formation successive des deux fuseaux polaires, et finalement du pronucleus femelle. Tous les derniers travaux de

[1] Henking, *Zeit. f. wiss. Zoologie*, t. XLV, 1887, p. 86 (Œuf des Phalangides).
[2] Kultschitzki, *Archiv f. mikr. Anatomie*, t. XXXII, 1888, pl. XXVI, fig. 11-15, et pl. XXVII, fig. 21 et 25.

Strasburger, de Ed. van Beneden, de Boveri, de Blochmann et de Kultschitzki démontrent, avec l'évidence la plus complète, la permanence et la continuité parfaite des éléments chromatiques, pendant toutes les phases des processus de la fécondation. Chez les Ciliés également, nous avons reconnu que ce sont eux seuls qui jouissent de cette permanence et qui établissent la continuité matérielle ininterrompue pendant tous les stades de l'évolution micronucléaire. Nous pouvons donc l'affirmer en pleine certitude, les noyaux fécondateurs conservent toujours, et sans la moindre lacune, leur personnalité, laquelle est attachée aux éléments chromatiques, seule partie essentielle de leur structure.

L'homologie des stades de division B et C est encore plus évidente que celle du stade A et saute pour ainsi dire aux yeux. Ils correspondent aux deux divisions de la vésicule germinative, ayant pour but l'élimination des globules polaires. Il semble bien établi par les travaux de Blochmann et de Weismann [1] que cette double élimination est de règle invariable pour les œufs fécondés chez tous les Métazoaires, et la parfaite concordance de toutes mes observations, chez les Ciliés, vient encore fortement corroborer cette loi.

Les insectes avaient paru longtemps faire exception à cette règle, mais le premier des observateurs cités plus haut a démontré, l'année dernière [2], que cette prétendue exception reposait sur des observations défectueuses. En outre, il a décrit, chez la *Musca vomitoria*, un mode de formation des noyaux polaires qui nous intéresse tout particulièrement, et qui vient d'être confirmé par une observation concordante de Platner [3] sur le *Liparis dispar*. La vésicule germinative se divise d'abord une première fois ; puis chacune des moitiés, une seconde fois. Des quatre corpuscules nucléaires ainsi produits, un, le pronucleus femelle, se rend au centre de l'œuf, les

[1] *Berichte naturfors. Gesellschaft zu Freiburg i. B.*, t. III, 1888, p. 1-44.

[2] *Biologisches Centralblatt*, t. VII, 1887, p. 108. — Id., *Morphologisches Jahrbuch*, t. XII, 1887, p. 556, pl. XXVI, fig. 25-38.

[3] *Biologisches Centralblatt*, t. VIII, 1888, p. 521.

trois autres demeurent à sa périphérie, dans une couche de plasma clair sans globules vitellins, où ils se fusionnent en une masse unique, puis se désorganisent en granulations et finissent par disparaître. Il n'y a donc là aucune formation de globules polaires au sens ordinaire du mot, mais une simple élimination de *noyaux polaires*, comme les appelle Blochmann. Ce mode de formation et d'élimination est complètement identique à ce qui se passe chez les Ciliés. Tout, en effet, s'y ressemble, jusqu'à la division redoublée des deux premières moitiés nucléaires, tant celle de qui va dériver le pronucleus femelle, que celle destinée à une élimination et à un anéantissement complets. D'ailleurs cette seconde division de chacun des noyaux issus de la première mitose semble avoir été autrefois la règle générale chez tous les Métazoaires. J'interprète, en effet, comme une survivance de cette loi, la division que le premier globule polaire éprouve fréquemment, surtout chez les Hirudinées et les Mollusques, après sa complète expulsion. Il est donc fort probable que les Ciliés et certains Insectes n'ont fait que conserver la forme primitive et générale de ce processus.

Ces observations ont une haute importance et jettent une grande lumière sur la véritable signification de ces productions. Mais avant d'entrer dans ces nouvelles considérations, il nous faut encore pousser plus loin notre examen de l'homologie de ces corpuscules, et la suivre jusque dans les détails minutieux de leur mode de formation.

On sait que Ed. van Beneden, à l'appui de sa théorie de la bisexualité des noyaux germinatifs, a prétendu que le mode de division, suivi par la vésicule germinative dans l'élimination des corpuscules polaires, différait profondément de la karyomitose ordinaire [1]. D'après ses descriptions, cette division s'effectuerait dans un plan perpendiculaire à celui de la mitose normale, d'où il résulterait, pour les éléments chromatiques, qu'au lieu de se retrouver tous dans les

[1] *Archives de biologie*, t. IV, 1883, p. 603.

noyaux filles, simplement diminués d'une moitié de leur volume, ils seraient, au contraire, distribués *in toto*, par moitiés égales, dans ces deux noyaux. La mitose formatrice des corpuscules ne représenterait donc pas un dédoublement égal de chacun des éléments chromatiques, mais leur répartition dans leur totalité en deux moitiés équivalentes. Cependant les nouvelles recherches de Boveri[1] et de Kultschitzky[2] ont démontré que van Beneden s'était trompé, et que la mitose des corpuscules polaires suivait la marche ordinaire, amenant finalement le dédoublement de chacun des éléments chromatiques et la répartition dans chacun des noyaux filles d'une de ces moitiés jumelles. Les noyaux des globules polaires chez les Métaozaires sont donc, par leur origine et leur mode de formation, des noyaux ordinaires.

Chez les Ciliés également, nous n'avons constaté aucune différence entre les mitoses des stades B et C et celles que le micronucleus éprouve, soit dans les stades F et G, soit dans la division fissipare. Je n'ai pas, il est vrai, poussé l'étude de ces mitoses à fond, comme les auteurs précités, et n'ai pas vu la phase la plus importante, le dédoublement des éléments chromatiques ; mais il y a une si parfaite concordance pour toutes les autres phases entre toutes ces mitoses, que je n'hésite pas à affirmer qu'elles s'effectuent suivant un seul et même type. Les petits noyaux de rebut des stades B et C sont donc, par leur origine et leur mode de formation des noyaux ordinaires, exactement comme ceux des globules polaires des Métazoaires.

L'homologie de ces corpuscules bien établie va nous permettre de les envisager à un autre point de vue et de résoudre une nouvelle question : Quelle est la partie essentielle des éléments qui les constituent, autrement dit quel est l'élément que leur formation a pour but principal et essentiel d'éliminer ? Chez tous les Métazoaires, les

[1] *Jenaische Zeitschrift,* t. XXI, 1887, p. 427, pl. XXV-XXVIII.

[2] *Archiv f. mikr. Anatomie*, t. XXXI, 1888, p. 572, et t. XXXII, 1888, p. 677 et suiv.

corpuscules polaires se composent d'éléments chromatiques, représentant un noyau, et d'une faible couche enveloppante de cytoplasme. Aussi a-t-on considéré le processus général de leur production comme une division cellulaire inégale. Jusqu'ici on ne connaît d'exceptions à cette disposition que celles de la *Musca vomitoria* et de la *Liparis dispar*, citées plus haut. Pour moi, ces deux cas, corroborés par mes observations sur les Ciliés, nous donnent la réponse à la question posée au commencement de ce paragraphe. La seule partie essentielle éliminée dans la formation des globules polaires et des corpuscules de rebut est celle représentée par les éléments chromatiques. Ces deux mitoses successives, envisagées au point de vue morphologique, n'ont d'autre but que de réduire la *quantité* de chromatine, contenue dans la vésicule germinative et dans le micronucleus. Chez la *Musca vomitoria*, chez la *Liparis dispar* et chez les Ciliés, l'observation directe démontre que rien autre chose n'est éliminé. Chez les Métazoaires, avec expulsion au dehors de l'œuf des globules polaires, la petite quantité de cytoplasme, qui enveloppe le noyau, n'est là qu'à titre de véhicule, servant à entraîner ce petit noyau et à le pousser au dehors. Je partage l'opinion d'Ed. Van Beneden et trouve qu'on a beaucoup exagéré l'importance de cette couche cytoplasmique, en s'appuyant sur sa présence pour assimiler l'expulsion des globules polaires à une véritable division cellulaire. Il y a division de noyau, mais elle n'est accompagnée que d'un simple étirement et étranglement du cytoplasme. Cette manière de voir me paraît bien démontrée par les derniers travaux d'Ed. Van Beneden [1] et de Boveri [2]. Ces habiles observateurs ont décrit le rôle important que les sphères attractives (archoplasma et centrosome, Boveri) jouent dans les divisions de l'œuf fécondé. Pendant la formation et l'expulsion des globules polaires, rien de ces organes n'existe [3].

[1] *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, t. XIV, 1887, n° 8.

[2] *Jenaische Zeitschrift*, t. XXII, 1888, p. 743 et suiv.

[3] Boveri, *Ibid.*, t. XXI, 1887, p. 444. — Böhm également n'a vu ces organes apparaître dans l'œuf du *Petromyzon Planeri* qu'après l'expulsion des globules polaires,

Les premières sont des divisions cellulaires complètes ; les secondes, de simples mitoses nucléaires, suivies de l'étranglement d'une petite expansion amiboïde de cytoplasme. Cette démonstration peut encore servir d'argument à l'homologie de ces corpuscules chez les Métazoaires et chez les Ciliés[1].

Nous voici arrivés au dernier terme de ces comparaisons et il ne nous reste plus qu'à établir l'homologie des pronucleus fécondateurs. Elle est encore plus claire que celle des corpuscules de rebut et personne ne contestera que le pronucleus d'échange doive s'assimiler au noyau spermatique et le pronucleus non échangé au noyau ovulaire, après l'expulsion des globules polaires. Le premier représente donc bien, comme nous l'avons admis jusqu'ici, le pronucleus dit mâle ; le second, le pronucleus dit femelle. Leur structure, leur rôle fonctionnel, tout vient confirmer cette assimilation. Nous n'y insisterons donc pas plus longuement. Nous ne nous arrêterons un instant que sur un point particulier d'un intérêt général.

Dans le chapitre précédent, je me suis appliqué à démontrer que, chez les Ciliés, la chromatine était la seule substance qui, dans la fécondation, parût jouer un rôle essentiel. La même démonstration me semble bien ressortir des belles recherches sur l'origine et la formation des pronucleus mâle et femelle, poursuivies par Platner[2] chez l'*Arion empiricorum*, ainsi que par Ed. Van Beneden et par Boveri[3] chez l'*Ascaris megalocephala*. Il existe, en effet, pour les deux

lors de la formation de la première mitose de segmentation (*Archiv f. mikr. Anatomie*, t. XXXII, 1888, p. 640).

[1] Au mois de février dernier, Giard a présenté à la Société de biologie (*Comptes rendus hebdomadaires*, 1889, p. 116-121) un travail sur la signification des globules polaires. Lui toujours si bien informé, même des publications les plus exotiques, paraît ignorer totalement la série de communications présentées par moi à l'Académie des sciences pendant les années 1886-1888. Sa théorie de la formation des globules polaires, comme rappelant ontogéniquement le stade protozoaire dans l'évolution des Métazoaires, était, en effet, jugée et condamnée d'avance par mes recherches sur les Ciliés, puisque ceux-ci produisent des noyaux polaires absolument identiques à ceux des Métazoaires.

[2] *Archiv f. mikr. Anatomie*, t. XXVII, 1886.

[3] Voir les deux Mémoires cités plus haut.

pronucleus, au début de leur accroissement, un moment pendant lequel les éléments chromatiques seuls constituent toute leur masse, exactement comme nous l'avons reconnu chez quelques-uns de nos Infusoires. Plus tard, ces éléments se développent et s'accroissent, en s'assimilant des parties nouvelles. Mais la valeur accessoire de ces nouveaux matériaux, au point de vue du phénomène intime et essentiel de la fécondation, est évidente, puisqu'ils dérivent, pour les deux pronucleus, d'un seul et même cytoplasme. C'est, en effet, le cytoplasme de l'ovule, qui enveloppe et alimente le pronucleus mâle aussi bien que le pronucleus femelle. Il n'est pas admissible que ce cytoplasme unique et commun fournisse à ces pronucleus, en voie d'accroissement, des matériaux de nature et de qualité différentes. Les nouveaux matériaux, doués de propriétés semblables et qui viennent ainsi s'incorporer aux pronucleus pendant leur accroissement, ne peuvent donc entrer dans leur structure qu'à titre d'éléments secondaires et, sans doute, comme parties constituantes de mécanismes adjuvants, permettant aux éléments chromatiques d'exercer leur fonction fécondatrice.

Quant au protoplasma, au suc cellulaire, au hyaloplasme et autres parties que l'élément mâle peut introduire dans l'organisme de son nouvel hôte, vouloir, comme le font certains auteurs [1], leur attribuer un rôle important et essentiel dans la fécondation, ne me semble même plus discutable, après les travaux des trois auteurs précités et les miens. J'ai, en effet, bien établi que, chez certains Ciliés, le pronucleus mâle, au moment de sa migration, était uniquement composé de chromatine. Les trois habiles micrographes ont également démontré, avec une véritable surabondance de preuves, que, chez les Métazoaires, le noyau seul du spermatozoïde conservait en tout temps son autonomie, et que, pendant une longue phase, ce noyau était uniquement composé de chromatine à l'état dense et compact. Toutes les autres parties protoplasmiques du spermatozoïde fondent

[1] Waldeyer, *Archiv f. mikr. Anatomie*, t. XXXII, 1888, p. 94.

et disparaissent dans le cytoplasme de l'œuf, par un processus de résorption, ressemblant à une véritable digestion. Comment admettre que ce mode d'incorporation, ou plutôt d'assimilation, puisse répondre à un phénomène physiologique de haute valeur ? Pour moi, il démontre, avec l'évidence la plus complète, la signification secondaire et accessoire des parties ainsi résorbées, et cette interprétation est encore corroborée par tout ce que nous avons dit plus haut du rôle de ces mêmes parties, dans la formation des globules polaires. En outre, nos études sur les Ciliés prouvent que la fécondation, au point de vue morphologique, est un phénomène purement et essentiellement nucléaire. Il est donc inutile et illogique d'aller demander aux cytoplasmes, enveloppant les noyaux fécondateurs, autre chose que le concours d'une activité appliquée à des rôles secondaires et accessoires.

On a discuté pour savoir quel était le moment précis de la fécondation et deux opinions un peu différentes se trouvent en présence. D'après la première, soutenue par Ed. Van Beneden [1], la fécondation est accomplie dès que les deux pronucleus existent dans le corps protoplasmique de l'œuf, et il est absolument indifférent, pour la suite du développement, que ces pronucleus se confondent en un noyau unique, ou qu'ils restent séparés et écartés l'un de l'autre. Le savant belge appuie sa manière de voir sur le fait que, dans l'immense majorité des œufs de l'*Ascaris megalocephala*, les pronucleus restent séparés l'un de l'autre, pendant les prophases de la première figure karyomitosique et paraissent, par conséquent, dès ce moment, jouir de toutes les propriétés évolutives nécessaires au développement embryonnaire ultérieur. Cette conclusion me semble aller au delà de la signification des faits observés. Ceux-ci, pour moi comme pour Strasburger [2], démontrent simplement que les pronucleus peuvent se rapprocher et se fusionner à des phases différentes de leur évolution mitosique. Aux preuves alléguées par le savant

[1] *Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, t. XIV, 1887, p. 27.

[2] *Ueber Kern und Zelltheilung im Pflanzenreiche*, etc., 1888, p. 226.

botaniste allemand, je puis en ajouter de plus nombreuses et de plus péremptoires, fournies par les Infusoires. Nous avons, en effet, vu plus haut (p. 429) que le moment de la copulation des pronucleus variait suivant les espèces, mais s'effectuait toujours au cours de la première mitose. Chez l'Ascaris également, cette réunion finit toujours par se réaliser pendant cette première mitose, et les figures de Van Beneden et de Boveri nous montrent les éléments chromatiques groupés dès la phase métakinésique en une seule plaque nucléaire, comme éléments constituants d'un seul noyau en voie de division. Ces éléments chromatiques restent distincts les uns des autres ; mais ils sont dès maintenant entrés dans le cadre d'un noyau simple, dont ils feront désormais parties intégrantes, avec l'équivalence de rôle et d'évolution la plus parfaite. Or, comme je l'ai déjà dit plus haut (p. 433), c'est à cette réunion d'éléments chromatiques d'origines distinctes dans un même noyau, que, pour moi, se résume le phénomène essentiel de la fécondation, envisagée au point de vue morphologique. Que cette réunion se fasse un peu plutôt ou plus tard, ce n'est là qu'une circonstance variable et accessoire, sans importance.

D'ailleurs, le fait que les pronucleus, encore isolés et indépendants l'un de l'autre, puissent entrer en évolution mitosique et en traverser les prophases, n'a rien à voir avec la fécondation. Chacun des pronucleus possède en lui-même une faculté évolutive, limitée il est vrai, mais qui lui permet d'entrer en voie de développement, sans le concours de son congénère. Les frères Hertwig l'ont bien prouvé [1], en faisant voir, dans leurs expériences, que le noyau des spermatozoïdes, engagés dans des fragments d'œufs dépourvus de vésicule germinative, évoluait seul et accomplissait une mitose. Boveri également [2] a observé un œuf d'*Ascaris megalocephala* non fécondé et dont le pronucleus femelle, après l'élimination des deux noyaux polaires,

[1] *Ueber den Befruchtungs und Theilungsvorgang des tierischen Eies*, etc., 1887, p. 107.

[2] *Jenaische Zeitschrift*, t. XXI, 1888, p. 853, pl. XXIII, fig. 94.

continuait à évoluer seul pour effectuer la première mitose de segmentation. Nous avons, de notre côté, constaté, dans nos observations sur les conjugaisons avortées de l'*Euplotes patella* (p. 354), que le pronucleus femelle non fécondé pouvait encore se diviser jusqu'à deux et même trois fois. Les évolutions pronucléaires précoces, chez certaines espèces, sont donc des phénomènes indépendants de la fécondation proprement dite.

La seconde opinion, sur le moment réel où elle s'effectue, est celle défendue par les frères Hertwig [1] et par Strasburger [2]. D'après ces savants, la fécondation devient réelle et effective seulement après que les pronucleus se sont intimement pénétrés et fondus ensemble. C'est également à cette manière de voir que toutes mes observations sur les Infusoires m'ont conduit. Afin de mieux préciser, j'ajouterai encore que je conçois cette fusion, non pas comme la réunion de deux gouttes liquides, dans laquelle toutes les molécules se mêlent et se confondent, mais comme le rapprochement et la réunion dans un même cadre nucléaire d'éléments chromatiques d'origines distinctes. Quant aux autres parties variables et accessoires des pronucleus, la membrane, le suc nucléaire, le hyaloplasme, je suis très disposé à admettre leur mélange et leur fusion intime, molécule à molécule. Mais ce mélange est un phénomène d'ordre secondaire, n'appartenant point à l'essence même de la fécondation et n'ayant d'autre but que de faciliter le rapprochement et la réunion des éléments chromatiques. En un mot, ces parties continuent là leur rôle multiple et changeant de mécanismes accessoires adjuvants, que nous leur connaissons dans la karyomitose.

Les éléments chromatiques, ainsi groupés et renfermés dans ce nouveau cadre nucléaire, y conserveront-ils indéfiniment leur personnalité et leur indépendance morphologique ? C'est là une question ouverte, dont la solution affirmative semble se corroborer de plus en plus par les beaux travaux d'Ed. Van Beneden, de Boveri et de Stras-

[1] *Loc. cit.*, p. 144-145.
[2] *Loc. cit.*, p. 226.

burger sur la mitose des œufs fécondés et des cellules végétales. Mais peu importe pour le point de discussion que nous cherchons à élucider ici. Il nous suffit de bien établir que la fécondation est seulement effective, lorsque les éléments chromatiques sont rapprochés et réunis dans un même noyau. C'est, en effet, uniquement à partir de ce moment que les deux demi-noyaux antécédents se sont communiqués réciproquement une propriété nouvelle inconnue, qui investit le noyau complet, résultant de leur copulation, d'une faculté de développement normale et indéfinie.

Nous avons suivi pas à pas les phénomènes morphologiques des processus de la fécondation chez les Ciliés et chez les Métazoaires et nous avons réussi, me semble-t-il, à en démontrer la parfaite homologie et la similitude complète, jusque dans les détails les plus minutieux. Il est un fait général, d'une haute importance, qui se dégage immédiatement de cette étude comparative : *la fécondation n'est pas un phénomène d'évolution cellulaire, mais uniquement et essentiellement un phénomène d'évolution nucléaire.* Autrement dit, les noyaux fécondateurs seuls jouent un rôle essentiel dans ces processus et seuls en éprouvent des effets et des modifications profondes, affectant leurs propriétés et leur nature intimes; le cytoplasme, au contraire, ne prend part à ces phénomènes qu'à titre d'élément constitutif de mécanismes accessoires, et sa nature essentielle n'en reçoit aucune empreinte, la modifiant profondément. Je me contente pour le moment de bien poser ce résultat, me réservant d'y revenir plus loin, lorsque nous essayerons de formuler une théorie générale de la fécondation.

Nous voici arrivé, dans notre étude comparative, à la seconde partie de l'évolution micronucléaire, à la série des phénomènes qui suivent la constitution du nouveau noyau de copulation, équivalent et homologue du noyau embryonnaire (*Furchungskerne* des Allemands) chez les Métazoaires. Les faits de cette seconde période de la conjugaison n'ont point d'équivalents chez les Métazoaires. Ils sont particuliers aux Ciliés et dérivent du dualisme nucléaire

spécial à ces microzoaires. Dans le chapitre précédent, nous leur avons consacré tous les développements utiles à les bien faire connaître ; nous n'avons donc plus à y revenir ici.

Notre comparaison avec les phénomènes fécondateurs chez les animaux est achevée, il nous reste à jeter un coup d'œil rapide sur ceux des végétaux.

Chez les Thallophytes, les phénomènes de la fécondation se manifestent sous deux formes assez distinctes, mais qui cependant peuvent se ramener à un type général commun. Dans certains cas, les deux cellules qui s'unissent sont identiques entre elles ; dans le second cas, elles sont différentes. On a appelé les premières homogames, les secondes hétérogames. En outre, les cellules fécondatrices homogames ne se distinguent des cellules végétatives ordinaires, ni dans leur origine, ni dans leur morphologie, par aucune différence appréciable à nos moyens d'investigation. Les cellules fécondatrices hétérogames, au contraire, se distinguent toujours des cellules végétatives, soit par leur mode de genèse, soit par leur forme, et souvent par ces deux caractères réunis. Quoi qu'il en soit, le but final de l'acte fécondateur aboutit toujours à l'union et à la fusion des deux cellules, dites de sexe opposé, en une cellule unique, correspondant à un œuf fécondé. Les botanistes ont publié d'admirables recherches pour faire connaître les dispositions si variées et si complexes, destinées à effectuer ce rapprochement et cette union des cellules sexuées. Malheureusement leurs études sont loin d'être aussi avancées pour les phénomènes internes, et le plus souvent ils ignorent totalement l'évolution et le rôle des noyaux fécondateurs. L'essence même de ces phénomènes sexuels leur échappe donc. Dans quelques rares cas seulement, comme chez les conjuguées, nous savons que les noyaux des deux gamètes se fusionnent en un noyau unique [1]. Le docteur Eidam a décrit récemment un cas plus intéressant chez le *Basidiobolus ranarum* [2]. Les noyaux des gamètes, au moment de l'union de

[1] Klebahn, *Berichte der deutschen botanischen Gesellsc.*, t. VI, 1888, p. 160.

[2] *Beiträge zur Biologie der Pflanzen von Cohn*, t. IV, 1887, p. 221, pl. XI.

ces dernières, se divisent en deux. Une des moitiés de chacun d'eux reste enfermée dans une sorte de cellule de rebut et périt avec elle. Les deux autres moitiés se rapprochent et entrent en contact dans la cellule unique, ou zygospore, résultant de la copulation des deux gamètes.

Malheureusement, Eidam n'a pu s'assurer qu'il y eut fusion réelle entre ces deux pronucleus, et quelques-unes de ses observations semblent même démontrer le contraire. Nous avons là un commencement d'évolution nucléaire, rappelant en partie celle des Ciliés ; il est donc bien regrettable que nous ne la connaissions pas plus complètement.

Dans les groupes des Muscinées et des Cryptogames vasculaires, nous sommes heureusement mieux renseignés au point de vue des phénomènes de la fécondation. Grâce surtout aux belles recherches de Janckzewski [1] sur l'origine et le développement des archégones, les phénomènes intimes préparatoires, servant à l'élaboration et à la différenciation du pronucleus femelle, sont connus très exactement. La formation des cellules du canal de l'Archégone doit, en effet, être considérée comme un phénomène correspondant à la production des globules polaires chez les Métazoaires et, par conséquent, ces cellules sont les homologues des noyaux de rebut des Infusoires et des globules polaires des animaux supérieurs. Cette assimilation, proposée déjà par Strasburger [2], me semble d'une évidence complète. Nous allons essayer de la démontrer.

Quels sont, en effet, les caractères essentiels des globules polaires ? 1° Ils dérivent d'une cellule germinative, se préparant à jouer le rôle d'ovule ; 2° ils existent toujours au nombre de deux et sont formés par deux divisions successives de la cellule germinative mère ; 3° ces divisions ne répondent pas à de véritables divisions cellulaires ordinaires, car le cytoplasme des globules est toujours

[1] *Botanische Zeitung*, 1872.

[2] *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen*, 1884, p. 94 et 100.

beaucoup moins volumineux que celui de la cellule germinative; 4° ils se détruisent et disparaissent par résorption après la fécondation, n'ayant plus aucun rôle à jouer. Tous ces caractères, nous les retrouvons complets et sans la moindre modification chez les cellules du canal des Archégones.

En effet, lorsque la cellule mère de l'Archégone, après plusieurs divisions successives, a ébauché le premier rudiment de cet organe en le constituant d'une enveloppe continue de cellules spéciales, renfermant une cellule unique centrale, nous voyons cette dernière prendre un développement particulier et revêtir tous les caractères d'une cellule germinative. Cette cellule germinative s'accroît beaucoup et atteint à un volume bien plus grand que les cellules ambiantes de l'archégone. Elle correspond alors à l'ovule animal, avant l'expulsion des globules polaires (1°). Cette oocyte, comme les botanistes devraient la dénommer dès maintenant, se divise alors successivement à deux reprises (2°). Ces deux divisions se font toujours dans un même plan tangentiel à la surface de l'archégone, et les deux segments superficiels sont toujours bien moins volumineux que le segment profond (3°). Ces deux segments superficiels correspondent au premier et au second globule polaire, et portent, chez les botanistes, les noms de cellule du col du canal et cellule ventrale du canal. Quant au segment profond, il représente l'œuf mûr non encore fécondé, mais prêt à recevoir l'imprégnation du spermatozoïde. Les botanistes admettent que les cellules du canal jouent un rôle dans ce dernier phénomène. Elles occupent en effet la lumière du canal par lequel les spermatozoïdes doivent pénétrer pour arriver jusqu'à l'oocyte. Les cellules du canal ouvrent le passage en se désorganisant, et peut-être en sécrétant des substances spéciales, agissant à distance sur les spermatozoïdes, pour les attirer et les diriger vers le micropyle, ou orifice de l'archégone. Quoi qu'il en puisse être de ce rôle directeur accessoire, le fait important pour nous c'est que ces cellules se désorganisent et disparaissent dès ce moment (4°), exactement comme les globules

polaires des Métazoaires. Le parallélisme entre ces productions est donc complet et parfait jusqu'à la fin.

On peut cependant le poursuivre encore un peu plus loin. On sait, en effet, que chez beaucoup d'animaux (Insectes, Mollusques, Hirudinées, Infusoires), le premier élément polaire est susceptible d'une nouvelle division, tandis que le second demeure toujours simple[1]. Il en est de même pour la cellule primaire du canal, ou cellule du col. Chez beaucoup d'espèces de Cryptogames, elle peut se diviser une et, dans certains cas, jusqu'à quatre fois, tandis que la cellule ventrale, ou cellule seconde, demeure toujours simple et unique.

Il me semble qu'après cette série de rapprochements, tous si parfaitement concordants, il est difficile de ne pas admettre l'homologie des cellules du canal avec les globules polaires.

Sur le rapprochement et la copulation des noyaux fécondateurs, nous ne savons rien. Ce phénomème ultime de la fécondation n'a pas encore été observé chez ces végétaux. Les recherches de Strasburger[2] nous ont cependant appris qu'un seul spermatozoïde pénètre dans l'oosphère et se fusionne avec elle. D'ailleurs il semble bien que ce soit une loi générale dans le monde vivant, partout où les cellules fécondatrices sont nettement différenciées en cellules dites mâles et cellules dites femelles, qu'un seul et unique élément mâle intervienne dans les fécondations normales. Cette loi a été vérifiée dans le règne végétal, depuis les Thallophytes jusqu'aux Phanérogames supérieures, et, dans le règne animal, les récentes recherches en démontrent, tous les jours, de plus en plus la généralité. Cette généralité n'a pas lieu de nous surprendre, maintenant que nous savons que le but suprême et essentiel de ces unions se résume dans la copulation et dans la fusion de deux noyaux équivalents, mais d'origines

[1] Blochmann (*Morphologisches Jahrbuch*, t. XV, 1889, p. 88, pl. V, fig. 7 et 8) croit cependant avoir observé une nouvelle division du second noyau polaire dans l'œuf des Abeilles. Son observation me semble encore un peu douteuse.

[2] *Pringsheim's Jahrbücher für wiss. Botanik*, t. VII, 1869, p. 405.

distinctes. Bien que cette copulation n'ait pas encore été constatée directement chez les Cryptogames supérieures, nous pouvons cependant affirmer *a priori* qu'elle s'y produit, comme dans tous les autres groupes du monde vivant.

Si nous passons maintenant aux Phanérogames, nous entrons sur un domaine beaucoup mieux exploré, grâce surtout aux nombreux travaux de Strasburger[1] et de Guignard[2]. Chez les Gymnospermes, dont l'appareil fécondateur femelle rappelle entièrement l'archégone des Cryptogames vasculaires, on n'a trouvé jusqu'ici qu'une seule cellule du canal dans les familles des Conifères et des Gnétacées et pas même une dans celle des Cycadinées. Ces discordances, qui tout d'abord peuvent paraître embarrassantes, s'expliquent sans difficulté. Rappelons-nous que, d'après nos recherches sur les animaux, les processus éliminatoires, préparant l'œuf à la fécondation, sont, avant tout, dans leur essence, des phénomènes nucléaires, destinés à écarter et faire disparaître une partie de la vésicule germinative et que cette élimination peut s'accomplir tantôt par expulsion au dehors de globules polaires, tantôt par simple résorption interne de noyaux de rebut. Ceci étant posé, je suis persuadé que les deux modes d'élimination co-existent chez les Gymnospermes. Suivant moi, le second noyau de rebut des Conifères et des Gnétacées disparaîtrait par résorption interne et, très probablement, c'est ce second noyau que Goroschankin et Strasburger[3] ont vu dans l'œuf du *Pinus pumilio* et du *Picea vulgaris*. Quant aux Cycadinées, les deux noyaux de rebut doivent y être éliminés par résorption interne. J'appuie cette manière de voir sur une observation de Treub, citée par Strasburger[4]. Le botaniste hollandais aurait, en effet, vu dans l'œuf des Cycadées jusqu'à quatre noyaux. Pour moi, ces quatre noyaux dérivent de

[1] *Ueber Befruchtung und Zelltheilung*, 1878; *Zellbildung und Zelltheilung*, 3e édit., 1880; *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen*, etc., 1884; *Ueber Kern und Zelltheilung im Pflanzenreiche*, etc., 1888.

[2] *Annales des sciences naturelles* (Botanique), t. XII, 1881, et t. XIII, 1882.

[3] *Neue Untersuchungen*, etc., p. 49.

[4] *Ibid.*, p. 94.

deux divisions successives du noyau primitif de l'oocyte. Nous avons donc là un phénomène identique à ce qui a lieu chez les Infusoires et chez certains Insectes.

Chez les Angiospermes, ces rapprochements ont paru jusqu'ici plus difficiles, et Strasburger lui-même [1] se refuse à y rien voir de commun avec l'élimination des noyaux de rebut. Malgré la haute et si juste autorité du savant botaniste de Bonn, je ne puis partager son avis. A mon sens, les processus évolutifs nucléaires qui s'effectuent dans le sac embryonnaire des Angiospermes sont concordants et assimilables avec la formation des cellules du canal et des globules polaires et ne peuvent même pas s'expliquer autrement. Ne perdons pas de vue que, dans ces phénomènes préparatoires de la fécondation, il s'agit essentiellement d'une évolution nucléaire. Cette évolution, chez les Angiospermes, se complique par l'apparition d'une production accessoire, le rudiment de l'endosperme, qui se développe et se différencie simultanément avec les noyaux spéciaux de la fécondation. Voici comment je la comprends. Dans la première division du noyau primordial, celle de ses moitiés qui va occuper l'extrémité supérieure du sac représente le noyau germinatif; celle qui se rend à l'extrémité postérieure, le premier noyau de rebut. Dans la seconde division, commune aux deux noyaux frères, le noyau supérieur élimine le second noyau de rebut ; le premier noyau de rebut, suivant son habitude, se partage en deux. Enfin la troisième division a pour but la différenciation des noyaux générateurs de l'endosperme. Cette manière de voir, qui est basée sur la description et les beaux dessins de Strasburger [2], présente bien une difficulté assez sérieuse. Les deux noyaux des synergides y dérivent, en effet, du second noyau de rebut, que nous n'avons jamais vu se diviser ailleurs. En outre, le pronucleus femelle lui-même serait le générateur d'une moitié du noyau de l'endosperme. Ces deux phénomènes insolites, sans être inadmissibles, peuvent

[1] *Neue Untersuchungen*, etc., p. 94, et *Ueber Befruchtung*, etc., p. 80.

[2] *Zellbildung und Zelltheilung*, 3e édit., 1880, p. 39, pl. IV et V, fig. 119-128.

sembler embarrassants. Si j'osais, je proposerais de tourner cette difficulté, en supposant une autre marche dans cette évolution. La première division différencierait le noyau germinatif du noyau générateur de l'endosperme et les deux autres divisions auraient pour but l'élimination des deux noyaux de rebut, dont le premier, suivant son usage, se rediviserait, une de ses moitiés engendrant une synergide et l'autre allant se fusionner avec le noyau endospermique. Je livre cette interprétation à la critique des botanistes, pour voir si elle s'accorde réellement avec les faits.

D'ailleurs, qu'on adopte l'une ou l'autre de ces deux manières de voir, cela n'a qu'une importance secondaire. Nous savons, par nos études sur les Infusoires, que tous ces noyaux, dérivés du nucleus germinatif primordial, doivent, au moment de leur formation, être tous équivalents entre eux et que la différence de destinée, qui les attend, est déterminée par la différence de position qu'ils occupent. Dès lors la similitude de cette évolution nucléaire avec celle des globules polaires n'est plus discutable. Nous y trouvons, en effet, les deux divisions éliminatoires réglementaires, plus une troisième division supplémentaire. Celle-ci, comme nous l'avons dit, répond à une adaptation particulière des Angiospermes, dont le rudiment de l'endosperme se différencie seulement à ce dernier moment. Chez les Infusoires également, nous connaissons une troisième division, celle qui différencie les deux pronucleus ; elle représente aussi une adaptation spéciale de l'organisme de ces Protozoaires.

La copulation et la fusion des pronucleus ont été observées nombre de fois chez les Phanérogames. Il est de règle absolue qu'un seul pronucleus mâle pénètre dans l'oosphère et s'y unisse avec le pronucleus femelle. Ce pronucleus mâle est amené au contact de l'oosphère par le cytoplasme du tube pollinique, sans qu'aucune partie de ce dernier l'accompagne dans sa pénétration. La fécondation est donc un phénomène uniquement et essentiellement nucléaire, dans lequel les cytoplasmes des deux cellules sexuées ne jouent que des rôles accessoires.

Ce rôle accessoire était d'ailleurs déjà, sinon mieux, du moins aussi bien démontré par l'évolution nucléaire du sac embryonnaire. Celui-ci, au début, correspond à une simple cellule uninucléée. Huit noyaux s'y forment par trois partitions successives de ce noyau primitif. C'est alors seulement que le cytoplasme commun à ces huit noyaux se partage et se délimite pour constituer les corps cellulaires des deux synergides, de l'oosphère, des antipodes et de la première cellule endospermique. Les noyaux de ces éléments cellulaires distincts et à destinées si diverses étaient déjà différenciés, que le cytoplasme demeurait encore simple. Toute cette élaboration nucléaire préparatoire s'effectue donc dans la plus complète indépendance du cytoplasme.

Jusqu'ici nous ne nous sommes occupés que de l'évolution préparatoire du noyau de la cellule germinative femelle. Existe-t-il une élaboration préliminaire, plus ou moins analogue, pour le noyau de la cellule germinative mâle ? Je crois que nous pouvons en affirmer *a priori* l'existence. D'une part, en effet, l'identité homologique entre les deux éléments fécondateurs n'est plus discutée par personne et, si quelques doutes pouvaient encore subsister, la connaissance complète des phénomènes de la karyogamie, chez les Ciliés, les ferait disparaître. D'un autre côté, la généralité bien établie de l'élaboration préparatoire du pronucleus femelle nous démontre que ce phénomène doit avoir une profonde signification physiologique. Dès lors, il n'est guère admissible que son homologue, le pronucleus mâle, se développe et s'apprête à la fécondation, sans suivre une évolution semblable.

Malheureusement nos connaissances sur l'origine et le développement de l'élément mâle sont loin d'être aussi avancées que pour la cellule œuf. Les Ciliés, avec leur noyau germinatif hermaphrodite, ne peuvent rien nous apprendre. Chez les Métazoaires, malgré les nombreux et beaux travaux publiés dans ces dernières années sur la spermatogenèse, on est encore loin d'être arrivé à éclaircir complètement tous ses processus. Quoi qu'il en soit, des aperçus ingé-

nieux permettent déjà d'entrevoir la solution prochaine de ce problème. C'est ainsi que Ed. Van Beneden et Julin [1] ont décrit dans la formation des spermatozoïdes de l'*Ascaris megalocephala* des corpuscules résiduels, ressemblant beaucoup aux globules polaires. Tout récemment encore, Flemming signalait [2] dans la spermatogenèse de la *Salamandra maculosa* la présence de granules chromatophiles, qui pourraient bien n'être autre chose que des noyaux de rebut. On trouvera, indiquées dans ce dernier travail, quelques observations antérieures, qui très probablement se rapportent à des formations analogues. Quant au noyau accessoire (*nebenkern*) que certains auteurs (Weismann, Waldeyer) voudraient également classer dans la même catégorie, cela ne me semble guère admissible. On a décrit jusqu'ici sous ce nom de noyau accessoire des productions si diverses, qu'il est bien difficile pour le moment de préciser la véritable signification morphologique de chacune d'elles. En ce qui concerne le noyau accessoire des spermatogonies et des spermatocytes, Platner a démontré [3] qu'il ne pouvait avoir aucun rapport avec une élimination de noyaux de rebut.

Strasburger, étudiant la maturation et le développement du pollen des Phanérogames, y a observé et décrit [4] des productions et éliminations nucléaires qui doivent évidemment être assimilées à l'élimination des noyaux de rebut. Le noyau primitif unique du pollen s'y divise successivement quelquefois jusqu'à trois fois, mais le plus souvent deux fois seulement. La première division est toujours accompagnée d'une division inégale du cytoplasme, la seconde, au contraire, est simplement nucléaire. La partition cellulaire accom-

[1] *La Spermatogenèse chez l'*Ascaris megalocephala (*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, t. VII, 1884).

[2] *Archiv f. mikr. Anatomie*, t. XXXI, 1887, p. 87.

[3] *Archiv f. mikr. Anatomie*, t. XXVI, 1886, p. 343. — Le même auteur a publié tout récemment une note fort intéressante sur les homologies probables entre les spermatocytes et leurs produits d'une part, et la vésicule germinative éliminant ses deux globules polaires d'autre part (*Biologisches Centralblatt*, t. VIII, 1889, p. 720).

[4] *Neue Untersuchungen*, etc., 1884, p. 5, 10, 15, 17, 66.

pagnant la première mitose nucléaire a une importance si secondaire que tantôt elle persiste, tantôt les deux cytoplasmes finissent par se fusionner de nouveau. Des noyaux ainsi produits par le grain de pollen, un seul, comme nous l'avons dit, joue le rôle de pronucleus mâle, les autres se détruisent et disparaissent. Nous retrouvons donc ici, dans cette production de noyaux de rebut, les deux modes d'élimination connus, par isolement dans une pseudo-cellule et par résorption nucléaire directe.

Nous voici arrivés à la fin de notre revue générale des phénomènes morphologiques internes de la fécondation. Nous y avons reconnu que les processus de l'évolution micronucléaire des Ciliés étaient identiques à ceux constatés jusqu'ici pour les noyaux des cellules sexuées, chez un grand nombre d'êtres vivants, tant animaux que végétaux. Cette vaste répartition, chez des êtres si éloignés les uns des autres dans les classifications, prouve évidemment la haute importance de ces processus. Nous est-il permis dès maintenant de conclure à leur universalité? Je ne le crois pas, et cela pour plusieurs raisons.

La première de ces raisons réside dans l'état incomplet de nos connaissances. Malgré la grande généralité de ces processus, il existe encore de vastes et nombreux groupes d'êtres chez lesquels rien de tel n'a été observé jusqu'ici. Affirmer *à priori* qu'on les y retrouvera me semble imprudent et aller au delà de ce que permettent les lois de l'analogie. Une seconde raison résulte de la complication même de ces processus. Il n'est guère admissible, en effet, qu'ils soient apparus dans le monde vivant avec cette forme complexe. Nous devons donc nous attendre à rencontrer des modes d'évolution nucléaire fécondatrice plus simples et plus primitifs [1]. Enfin une troisième raison résulte de l'ignorance dans laquelle nous sommes encore sur la véritable signification d'une partie de ces

[1] Il semblerait bien que nous ayons une de ces formes primitives dans la conjugaison homogame des Spirogyres, avec réunion et fusion des noyaux des deux gamètes.

processus. Le sens physiologique réel de l'élimination des noyaux de rebut nous échappe encore complètement, et je suis persuadé que nous arriverons à le bien saisir, seulement lorsque l'évolution des noyaux fécondateurs nous sera intégralement connue dans tous les principaux groupes d'êtres vivants.

En exprimant cette dernière opinion, je me place en contradiction avec d'éminents biologistes qui, plus hardis, n'ont pas craint de proposer des théories explicatives de ces productions. Après avoir étudié minutieusement, chez quelques espèces, la formation des éléments de rebut, ils ont cru pouvoir en donner une explication physiologique. A mon avis, ces tentatives sont prématurées, et leurs auteurs ont commis une faute de méthode semblable à celle où l'on tomberait en prétendant déduire la phylogénie de groupes d'êtres distincts de l'ontogénie d'un seul être. Nous allons d'ailleurs analyser et discuter leurs théories, mais auparavant il nous faut résumer les résultats morphologiques bien acquis actuellement.

Ce résumé, je le ferai tel qu'il me semble résulter des travaux réunis et condensés de O. Hertwig [1], Ed. Van Beneden, Strasburger, Boveri et des miens. Afin d'abréger, je n'exposerai pas les opinions particulières et de détail plus ou moins divergentes de chacun de ces auteurs. Les plus importantes de ces divergences ont d'ailleurs été analysées et discutées dans les pages précédentes.

1° La fécondation envisagée au point de vue morphologique est un phénomène spécialement et exclusivement nucléaire. Seuls les noyaux germinatifs fécondateurs y jouent un rôle essentiel, aussi bien pendant l'élaboration préparatoire que dans l'acte suprême de la copulation.

2° Il y a toujours continuité morphologique absolue dans l'évolution des noyaux germinatifs fécondateurs. Pendant toutes les phases de leur développement, ils conservent toujours leur indivi-

[1] O. Hertwig, *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie der Eies* (*Jenaische Zeitschrift*, t. XVIII, 1884). — Les Mémoires des auteurs suivants sont constamment cités dans les pages précédentes.

dualité. Le retour des cellules sexuées à un état monérien énucléé, affirmé autrefois par Hæckel et aujourd'hui encore par quelques auteurs, n'a jamais été démontré.

3° L'élaboration préparatoire consiste dans une réduction de la substance nucléaire qui, à la suite de deux mitoses normales et successives, se trouve diminuée des trois quarts. Les parties à éliminer disparaissent, soit sous la forme de simples noyaux de rebut résorbés dans le cytoplasme maternel, soit par expulsion au dehors, sous la forme de globules polaires. Rien, pour le moment, ne nous permet de voir dans cette élimination autre chose qu'une réduction quantitative. Le premier noyau de rebut conserve encore souvent la faculté de se diviser ; le second demeure toujours simple. Cette double élimination de noyaux de rebut paraît être de règle, aussi bien pour les noyaux germinatifs des cellules sexuées mâles que pour ceux des cellules sexuées femelles.

4° Les noyaux de rebut et le noyau persistant sont absolument équivalents entre eux. Rien dans leur structure et leur volume ne les distingue les uns des autres. Le hasard seul de la position détermine leur sort définitif.

5° Les uns et les autres, d'ailleurs, après la double mitose réductrice, ne représentent plus des noyaux complets. Ils sont passés à l'état de pronucleus, jouissant encore de quelques facultés de développement, mais incapables de présider à une évolution complète et normale.

6° Les pronucleus doivent donc leurs caractères spéciaux à la double mitose préparatoire subie par les noyaux germinatifs primitifs dont ils dérivent ; mais leurs propriétés fécondatrices ne se manifestent qu'à la condition qu'ils s'unissent et se fusionnent avec un autre pronucleus provenant d'une cellule germinative différente.

7° Pour que cette copulation nucléaire soit normale et féconde, il n'y doit entrer que deux pronucleus.

8° Les deux noyaux copulateurs, bien que d'origines distinctes, sont équivalents entre eux. Rien d'essentiel ne les distingue l'un

de l'autre. Ils jouent donc, l'un par rapport à l'autre, des rôles absolument identiques. Dans cet acte suprême de la fécondation, il n'y a plus ni mâle ni femelle, et les différenciations sexuelles, si intenses et si variées que nous connaissons dans le monde vivant, représentent des adaptations accessoires, destinées seulement à faciliter et à provoquer le rapprochement de ces deux noyaux dépourvus de toute sexualité. La fécondation, en dernière analyse, est un phénomène distinct et indépendant de la sexualité.

9° Les développements considérables, pris par les processus sexuels accessoires, prouvent la haute et profonde importance physiologique de la copulation nucléaire fécondatrice.

10° La chromatine est la seule partie essentielle des noyaux fécondateurs. Les autres parties soumises à des métamorphoses continuelles et à un mouvement de destruction et de rénovation répétées, ne jouent que des rôles accessoires. La chromatine à elle seule représente donc la personnalité permanente des noyaux.

11° La fécondation n'est complète et achevée que lorsque les éléments chromatiques des deux pronucleus se sont rapprochés et réunis dans un noyau unique. Cette réunion peut s'effectuer à des phases d'évolution nucléaire un peu différentes.

12° Il est assez probable que les éléments chromatiques des deux pronucleus, tout en se groupant dans un noyau unique, y conservent cependant leur autonomie. Il n'y aurait de véritable fusion qu'entre les sucs nucléaires et les hyaloplasmes, parties accessoires, sans rôle essentiel dans la fécondation. Celle-ci se résumerait donc en un rapprochement et une incorporation dans un noyau simple d'éléments chromatiques, provenant de deux origines distinctes.

Tels sont, à grands traits, les résultats morphologiques acquis sur les phénomènes intimes et essentiels de la fécondation. Il nous reste maintenant à les interpréter et à en rechercher la signification physiologique. Pour que cette interprétation fût complète, elle devrait remplir les trois conditions suivantes : 1° expliquer le sens des deux mitoses réductrices préparatoires; 2° faire comprendre l'ori-

gine et la cause des nouvelles propriétés évolutives acquises par le noyau mixte, résultant de la fusion des deux pronucleus ; 3° rendre compte du rôle et des effets de la fécondation dans la biologie générale. Jetons un rapide coup d'œil sur les divers essais d'explication tentés jusqu'à ce jour.

Les produits des deux mitoses préparatoires sont connus déjà depuis longtemps. Aussi les théories émises sur leur signification sont-elles nombreuses. Les noms variés qu'ils ont reçus : globules polaires, cellules polaires, corpuscules directeurs, corpuscules de rebut, ne sont que l'expression de ces interprétations multiples. Inutile de revenir aujourd'hui sur celles de ces explications formulées avant qu'on ne connût la véritable nature morphologique de ces productions. Nous ne nous occuperons donc que de celles proposées dans les dix à quinze dernières années.

La première en date de ces interprétations est la *théorie sexuelle* de Sedg. Minot [1] et Ed. van Beneden [2]. Proposée en 1877 par le premier de ces savants, elle a été développée et précisée avec une grande force par le second. La voici résumée dans ses traits essentiels. Toutes les cellules, y compris l'œuf avant sa maturation, sont hermaphrodites. Dans cet état d'hermaphroditisme, l'œuf n'est pas susceptible d'être fécondé. Les mitoses préparatoires ont pour but d'éliminer les anciens éléments mâles qui entrent dans sa structure, de le réduire à ses éléments femelles, et ainsi de le rendre apte à se combiner avec un nouvel élément mâle, le spermatozoïde. — Pour rendre cette théorie admissible, il eût fallu démontrer que les parties éliminées dans les globules polaires étaient d'une nature spéciale, différente de celle des parties demeurées dans l'œuf. Ed. Van Beneden l'a bien essayé, en attribuant à leur mitose une forme particulière ; mais nous avons vu plus haut qu'il s'était trompé et

[1] *Proceedings Bost. Soc. nat. hist.*, t. XIX, 1877, p. 165-171, et *American Naturalist*, 1880, p. 96-108. — La première de ces notes a été traduite et reproduite par Sabatier dans la *Revue des sciences naturelles de Montpellier*, t. III, 1883, p. 446-448.

[2] *Archives de biologie*, t. IV, 1883, p. 528 et 611.

que les mitoses polaires, s'effectuant suivant le cours de toutes les mitoses ordinaires, ne pouvaient donner naissance qu'à des moitiés nucléaires semblables et équivalentes. D'ailleurs la réduplication de ces mitoses polaires demeure complètement inexpliquée dans cette théorie, puisqu'on ne saisit pas la nécessité de deux éliminations successives, pour rejeter l'ancien élément mâle. En outre, nous avons vu par nos recherches sur les Ciliés que cette élimination représentait un processus uniquement nucléaire, dans lequel les termes mâle et femelle n'avaient plus aucun sens. Enfin, comme Strasburger l'a fait remarquer [1], nous avons une preuve directe que les propriétés spécifiques mâles ou femelles ne sont pas seulement représentées par les noyaux provenant du père ou de la mère, puisqu'il y a possibilité d'une transmission héréditaire de propriétés sexuelles entre la grand'mère paternelle et sa petite-fille d'une part, et entre le grand-père maternel et son petit-fils d'autre part.

L'hypothèse proposée par Balfour [2], moins précise dans sa formule, offre aussi moins de prise à la critique. Suivant le savant anglais, « dans la formation des globules polaires, une portion des parties constituantes de la vésicule germinative, indispensables pour qu'elle fonctionne comme un noyau complet et indépendant, est rejetée pour faire place à l'accès des parties nécessaires qui lui sont rendues par le noyau spermatique ». Cette formule est plutôt une définition des faits morphologiques observés qu'une explication. Mais Balfour, s'appuyant sur les avantages connus de la fécondation croisée, la complète en ajoutant : « Que la faculté de former des cellules polaires a été acquise par l'œuf dans le but exprès de prévenir la parthénogenèse. » Ainsi donc, suivant lui, l'élimination des noyaux de rebut n'a d'autre raison d'être que de rendre le noyau germinatif de l'ovule incapable de développement sans le concours d'un second noyau germinatif étranger. — On peut objecter

[1] *Neue Untersuchungen*, etc., 1884, p. 154.

[2] *Traité d'embryologie*, trad. française, t. 1, 1883, p. 69-72.

à cette hypothèse qu'elle ne rend aucun compte de la nécessité d'une double mitose préparatoire. Elle n'explique pas pourquoi le pronucleus femelle devient incapable de développement à la suite de ces deux mitoses réductrices. Enfin des observations récentes nous ont appris que les œufs parthénogénésiques éliminent également au moins un noyau de rebut (Blochmann et Weismann), et peut-être même deux (Platner), comme les œufs fécondés.

Pour Strasburger [1] la réduction nucléaire préparatoire par deux mitoses successives n'est pas un phénomène général et constant. Dès lors sa signification n'a qu'une valeur secondaire. Lorsqu'elle existe, elle a pour but de diminuer de moitié la quantité d'idioplasme contenue dans les noyaux germinatifs. Les phénomènes préparatoires essentiels de ces noyaux consistent bien plutôt dans des transformations de substance modifiant leur constitution intime. Le cytoplasme lui-même des cellules germinatives, en se débarrassant de certaines de ses parties, acquiert de nouvelles propriétés, qui agissent en affectant d'une façon spéciale la nutrition des noyaux fécondateurs. — Tout cela est bien vague et peu en accord avec nos connaissances actuelles sur l'élimination des noyaux de rebut, connaissances qui, nous devons le dire, étaient loin d'être aussi précises, lorsque le savant botaniste de Bonn rédigeait son mémoire.

D'après Kœlliker [2], le rejet de certaines parties de la vésicule germinative est un simple phénomène de réduction, destiné à diminuer le volume du noyau germinatif femelle, et à rendre son contenu en idioplasma égal à celui du noyau germinatif mâle. Nos observations sur les Ciliés suffisent pour mettre à néant cette interprétation, puisque, chez eux, il n'existe plus aucun motif nécessitant une réduction de cette nature.

Il nous reste à analyser la théorie de Weismann [3], beaucoup plus

[1] *Neue Untersuchungen*, etc., 1884, p. 103, 133 et 152.

[2] *Zeit. f. wiss. Zoologie*, t. XLII, 1885, p. 10.

[3] *Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung*, Jena, in-8°, 1887.

longuement développée. Le savant professeur de Fribourg prend son point de départ en s'appuyant sur l'idée d'une substance formatrice spéciale, chargée de présider au maintien et au développement des propriétés spécifiques. Cette conception est empruntée à Naegeli, qui donna le nom d'*idioplasma* à ce substratum matériel des propriétés héréditaires. Naegeli concevait son idioplasme sous la forme d'un réseau diffus dans toutes les cellules du corps. Mais, après lui, O. Hertwig, Strasburger et Kœlliker le localisèrent dans les noyaux. Tous ces auteurs n'admettent qu'une seule sorte d'idioplasme.

Pour Weismann, au contraire, les idioplasmes sont aussi nombreux qu'il existe d'espèces de cellules et de tissus. Ainsi il distingue un idioplasme musculaire, un idioplasme nerveux, un idioplasme épithélial, etc., etc. Ce sont ces divers idioplasmes qui impriment à chaque cellule et à chaque tissu son caractère spécifique. Chacun d'eux possède une structure moléculaire spéciale et peut se séparer et s'isoler matériellement de ses congénères. Tous ces idioplasmes particuliers dérivent ontogénétiquement d'un idioplasme primordial ou *plasma germinatif*, qui réside dans le noyau de l'ovule.

Pendant l'ovogenèse, ce noyau, à côté de son plasma germinatif, contient encore un autre idioplasme spécial, histogène, lequel préside au développement et à l'accroissement de l'ovule. Lorsque ce dernier est arrivé à maturité, ce plasma ovogène lui devient inutile et nuisible. La première mitose polaire a pour but de l'éliminer.

Ainsi diminué de moitié, le noyau ovulaire se trouve réduit à son plasma germinatif primordial. Celui-ci correspond au plasma héréditaire et, suivant Weismann, se compose de plasmas ancestraux groupés ensemble et dérivant de ceux qui, au début de l'ontogenèse précédente, étaient contenus dans le pronucleus mâle et le pronucleus femelle. Ces plasmas ancestraux de deux origines distinctes, ainsi rapprochés au début de chaque ontogenèse, se conservent intacts pendant tout le cycle ontogénétique. D'une

génération à l'autre, leur nombre va donc s'accroissant en progression géométrique, et si rien n'intervenait pour arrêter cette progression, le nombre de ces plasmas ancestraux se multipliant ainsi rapidement, tandis que la quantité totale de plasma germinatif reste toujours la même, il arriverait bientôt que la masse de chacun d'eux se trouverait réduite à une quantité infinitésimale, tombant au-dessous de la molécule même. Il est donc nécessaire qu'à chaque génération, le noyau ovulaire expulse une partie de ces anciens plasmas ancestraux, pour faire place aux nouveaux apportés par le pronucleus mâle. C'est à cette élimination réductrice que préside la seconde mitose polaire.

Telle est, résumée aussi brièvement que possible, la théorie de Weismann sur la formation des globules polaires. Jusqu'ici elle n'a été accueillie qu'avec la plus grande réserve. Elle complique, en effet, tellement toutes les lois de développement et d'évolution des êtres vivants, qu'on se demande comment son auteur n'a pas reculé devant un pareil dédale. Tous ces idioplasmes spéciaux ne tendent à rien moins qu'à introduire dans la biologie des entités distinctes rappelant, par de nombreux côtés, les fluides de l'ancienne physique. Je n'ai ni le temps ni la place pour discuter en détail cette partie de la théorie, et renvoie à l'excellente critique qui en a été faite par Kœlliker [1]. Je vais donc me borner à mettre en évidence quelques-unes des contradictions et des impossibilités matérielles non résolues par Weismann.

Les deux mitoses polaires étant, suivant lui, avant tout des processus de réduction qualitative et non pas quantitative, ne sauraient s'effectuer suivant le cours des mitoses ordinaires qui, elles, ont pour but principal une répartition de la masse nucléaire en deux moitiés égales, tant au point de vue de la qualité que de la quantité. Aussi Weismann se réfère-t-il aux observations d'Ed. Van Beneden sur l'œuf de l'*Ascaris megalocephala*, observations dont

[1] *Zeit. f. wiss. Zoologie*, t. XLIV, 1886 p. 228.

l'inexactitude, avons-nous dit plus haut, a été démontrée depuis lors par Boveri. La théorie de Weismann est donc en défaut par le même côté que celle de Van Beneden, et, pour sortir d'embarras, le savant professeur de Fribourg est obligé de recourir à des suppositions problématiques, véritables hypothèses de second degré. En outre de cette difficulté majeure, nos observations sur les Ciliés sont parfaitement contradictoires avec cette théorie. Chez ces Protozoaires, il n'y a plus d'ovogenèse, et par conséquent il ne peut plus y être question d'une élimination de plasma ovogène. Ajoutons en dernier lieu que Weismann avait été conduit à considérer le premier globule polaire comme une expulsion de plasma ovogène, à la suite des observations de Blochmann et des siennes sur les œufs parthénogénésiques qui, d'après eux, ne devaient jamais en former qu'un seul. Weismann assimile ce globule unique à la première mitose réductrice des œufs fécondés, la seconde, affirme-t-il, n'ayant pas de raison d'être. Mais, d'après des observations toutes récentes de Platner [1] sur le *Liparis dispar*, les œufs parthénogénésiques et les œufs fécondés de ce Lépidoptère, expulsent les uns comme les autres et successivement, deux noyaux de rebut. Les bases positives de la théorie de Weismann se trouvent donc fortement ébranlées, sinon renversées.

Tous ces essais d'explication sont, comme on vient de le voir, assez peu satisfaisants. Incomplets, ou en contradiction avec les faits d'observation positive, nous ne devons les considérer que comme des tentatives ingénieuses, mais encore éloignées de la vérité. Nous pouvons cependant en retenir un fait général, qui semble définitivement bien acquis. Tous les auteurs de ces théories sont, en effet, d'accord pour voir dans la production des noyaux polaires l'expulsion et l'élimination d'une quantité de substance nucléaire

[1] *Biologisches Centralblatt*, t. VIII, 1888, p. 521. — Blochmann lui-même, dans un travail tout récent, a démontré que les œufs parthénogénésiques des abeilles, donnant naissance à des mâles, produisent deux globules polaires (*Morphologisches Jahrbuch*, t. XV, 1889, p. 85-96).

inutile au développement normal des cellules germinatives. La nécessité de cette réduction nucléaire est désormais indiscutable. Aussi avons-nous couramment adopté dans ce travail les termes de *noyaux de rebut* pour désigner ses produits.

Malheureusement il semble bien difficile d'aller plus loin, et pour le moment je ne vois guère de notions positives, à l'aide desquelles nous puissions essayer d'expliquer pourquoi ces parties nucléaires sont devenues inutiles et comment, à la suite de leur expulsion, les pronucleus acquièrent la propriété de noyaux fécondateurs. D'autres plus ingénieux et plus compétents y verront peut-être plus clair. Mais, en ce qui me concerne, j'avoue d'autant plus volontiers mon impuissance que, pour le moment, les tentatives de ce genre me paraissent prématurées. Nous avons déjà vu, par la critique des précédents essais, que leur côté faible provenait presque toujours de l'état insuffisant des connaissances positives, et que chaque progrès, apporté par de nouvelles recherches, renversait tout l'édifice laborieusement construit. Je suis persuadé que nous n'arriverons à bien comprendre la véritable nature de ces phénomènes, que lorsque nous connaîtrons d'une façon complète l'évolution des noyaux fécondateurs chez un plus grand nombre d'êtres, et surtout chez ceux des Protophytes et des Protozoaires, où cette évolution semble différer assez profondément de celle étudiée dans ce travail. C'est en comparant les diverses formes prises par cette évolution, que nous réussirons à saisir la loi de son développement et par contre-coup la vraie signification physiologique des processus complexes qui nous préoccupent actuellement. A l'avenir de nous apporter la solution du problème ainsi posé.

Il nous faut avouer la même impuissance au sujet de la seconde condition formulée plus haut, à savoir : Quelles sont les causes et l'origine des nouvelles propriétés évolutives du noyau mixte de copulation ? Cette nouvelle incapacité est, d'ailleurs, une conséquence nécessaire de la précédente. Il n'est, en effet, guère possible d'espérer comprendre les nouvelles propriétés du noyau mixte, si aupara-

vant on ne possède pas le sens réel et complet de l'élaboration préparatoire, que traversent les deux pronucleus. L'intelligence des premières doit nécessairement dériver de celle de ces derniers.

Jusqu'ici il a été fait très peu d'efforts dans ce sens. On ne saurait, en effet, considérer comme des essais d'explication celles qui se contentent de dire que les deux pronucleus, en se copulant et se fusionnant, se complètent et reconstituent un noyau parfait. Il reste, en effet, toujours à nous apprendre en quoi les pronucleus étaient incomplets, et ce qu'ils se sont apporté l'un à l'autre, pour que, de leur union, résulte un noyau parfait.

Affirmer avec Weismann [1], que cette copulation de pronucleus a pour but principal de rétablir l'équilibre des plasmas ancestraux, détruit par l'expulsion du second globule polaire, est parfaitement inadmissible dans l'état actuel de nos connaissances. Nous venons, en effet, de voir que les idées de ce savant sur la formation des globules sont inconciliables avec les faits d'observation positive. En outre, sa théorie sur la continuité du plasma germinatif, qui sert de base à tout ce système d'interprétation, se heurte à des difficultés si ardues, que les meilleurs juges hésitent à l'accepter. En troisième lieu, dans ce système, la fécondation se trouve réduite à un simple processus de transmission de propriétés héréditaires. Ce rôle, personne n'en doute, lui appartient bien réellement ; mais elle n'en jouit qu'à titre accessoire et secondaire, sa fonction primordiale et essentielle étant de pourvoir à la perpétuation de l'espèce.

C'est cette faculté de perpétuation, cette propriété de renouveler et rajeunir les sources de la vie, qu'il s'agirait avant tout d'expliquer, et sur laquelle on ne nous apporte jusqu'ici aucune lumière. Il est bien certain que la diversité d'origine des pronucleus, que l'élaboration préparatoire subie par eux, que leur âge, autrement dit leur situation dans la série des générations agames antécédentes, que toutes ces conditions doivent influer sur leur nature et contribuer à

[1] *Ueber die Zahl der Richtungskörper*, etc., 1887, p. 74.

leur imprimer le caractère spécial de noyaux régénérateurs. Mais tout cela est bien insuffisant pour éclaircir complètement l'origine de leurs vertus régénératrices, et, pour cette question, comme pour la précédente, c'est seulement par le progrès des recherches ultérieures que nous pouvons espérer voir dissiper ces obscurités.

Nous voici arrivés à l'examen de la troisième condition formulée plus haut : Quels sont le rôle et les effets de la fécondation dans la biologie générale ? Les réponses données jusqu'ici à cette question peuvent se classer sous trois chefs différents : 1° l'interprétation vulgaire et courante, d'après laquelle la fécondation a pour but la reproduction et la multiplication ; 2° l'hypothèse de Weismann, pour qui elle représente un simple processus de transmission des propriétés héréditaires, et devient l'agent par excellence des variations individuelles ; 3° la théorie de Bütschli, Engelmann, Hensen et Ed. Van Beneden, qui la considèrent comme un simple phénomène de rajeunissement.

La théorie vulgaire, considérant la fécondation comme un phénomène de reproduction, a été longtemps seule régnante et, d'ailleurs, était la seule possible, tant qu'on ne connaissait cette fonction que dans ses processus extérieurs et superficiels. L'expérience courante, en effet, constatait que chaque acte de fécondation était suivi d'une reproduction, et le rapport de cause à effet entre ces deux phénomènes semblait indiscutable. Il y avait bien le développement agame parthénogénésique, qui constituait une exception fort embarrassante pour cette théorie ; mais on le rattachait tant bien que mal aux procédés de génération agame proprement dite, et, en face de l'immense généralité de la génération sexuelle, on passait outre. Ce n'est que dans ces dernières années, quand l'analyse microscopique a permis de suivre les processus de la fécondation jusque dans leurs détails les plus intimes, que de nouveaux points de vue se sont ouverts et qu'on a pu se demander sérieusement si la reproduction et la fécondation étaient deux phénomènes indissolublement liés l'un à l'autre.

Pour moi, je les considère comme parfaitement distincts, et leur union actuelle n'est évidemment due qu'à une adaptation postérieure à leur origine et d'ordre secondaire. Le seul mode primordial de multiplication est la division, et très probablement, en dernière analyse, c'est encore aujourd'hui le seul réel. Les arguments positifs à l'appui de cette manière de voir ne manquent pas. Rappelons, avant tout, les résultats de nos recherches sur les Ciliés (p. 436), où nous avons établi péremptoirement que la reproduction était non seulement indépendante de la fécondation, mais que ces deux fonctions paraissaient même en opposition l'une à l'autre. La conjugaison des Ciliés n'est suivie, en effet, de la production d'aucune individualité nouvelle, et, pendant sa longue durée, elle empêche les multiplications végétatives. Chez les Vorticellides mêmes, par suite d'une adaptation particulière, un des individus conjoints, la microgamète, est entièrement supprimé. Cette suppression d'une des individualités conjointes est d'ailleurs de règle générale dans presque tout le règne végétal et chez tous les Métazoaires. La cellule germinative de ces êtres, qui se transforme en cellule mâle ou spermatozoïde, représente, en effet, une individualité de même ordre que la cellule germinative femelle, ou ovule. Dans la fécondation, elle joue le même rôle que la microgamète des Vorticellides et y sacrifie également son individualité. Dans tous ces cas, loin de contribuer à la multiplication des individus, la fécondation en fait, au contraire, disparaître la moitié. La reproduction de ces êtres n'est assurée que par suite de l'adaptation spéciale de leur organisme, qui leur permet de produire des générations presque innombrables de cellules germinatives.

La parthénogenèse elle-même est encore une preuve excellente de l'indépendance de ces deux fonctions. Elle nous démontre, en effet, que, dans certains cas, dont les conditions réelles ne sont pas encore suffisamment bien connues, des cellules germinatives femelles peuvent se développer, sans le concours d'un élément mâle. Ces œufs asexués, ou pseudova, entrent immédiatement en développement par accroissement et multiplication cellulaire. Au contraire, les œufs

fécondés, qui, chez ces êtres parthénogénésiques, alternent de temps à autre avec les pseudova, commencent toujours par traverser une assez longue période de repos, avant de reprendre leur développement. Citons ensuite, comme autre argument, les cas, si nombreux dans le règne végétal (Algues, Champignons, Gymnospermes), où une seule oosphère fécondée, au lieu de se développer directement, commence d'abord par se diviser plusieurs fois, et donne ainsi naissance à un certain nombre d'individus représentant une seule et même génération. La multiplication des individus, ici, est postérieure à la fécondation. Ajoutons enfin que, chez de nombreux protoorganismes (Flagellés, Conjuguées, etc.), l'oosphère fécondée, loin d'éprouver une suractivité de multiplication, entre, au contraire, dans une période de léthargie physiologique, qui dure souvent longtemps. Ce n'est qu'après ce long repos, causé par l'action fécondatrice, que les phénomènes de multiplication reprennent leur cours.

De tout ce qui précède, il résulte bien évidemment que la fécondation et la reproduction sont non seulement des phénomènes parfaitement distincts, mais même souvent en opposition l'un à l'autre. Une autre conséquence est la démonstration de l'erreur profonde dans laquelle sont tombés les auteurs qui, comme Rolph[1], ont cherché à assimiler la fécondation à un acte de nutrition. Pour ces savants, la copulation et la fusion des deux éléments de sexes opposés représenteraient une sorte d'isophagie, dans laquelle la cellule femelle ferait sa nourriture de la cellule mâle, en l'absorbant et se l'assimilant. Cette conception répond à une vue bien superficielle des faits. La nutrition, en effet, est la condition première et essentielle de la multiplication. Or, nous venons de voir que cette dernière était indépendante et même en opposition avec la fécondation. Il est donc impossible d'assimiler celle-ci à un phénomène de nutrition qui, dans cette hypothèse, aurait, suivant les cas, des actions absolument inverses l'une de l'autre.

[1] *Biologische Probleme*, 2e édit., 1884, p. 136 et 148.

Nous passons maintenant à l'examen des idées de Weismann[1]. Pour lui, la fécondation sexuelle ou, suivant l'expression d'Hæckel, la reproduction amphigone, a pour but principal et unique le mélange des tendances héréditaires et par suite la création des différences individuelles, au moyen desquelles la sélection forme de nouvelles espèces. Elle est un des agents essentiels de la variabilité. Chez les Métazoaires et les Métaphytes, les qualités individuelles acquises ne sont pas transmissibles héréditairement et ne représentent que des propriétés passagères. Seules les propriétés spéciales héréditaires du plasma germinatif passent d'une génération à l'autre et, en se combinant à l'infini par les unions amphigones, créent le matériel, d'où dérivent toutes les espèces de variations. Finalement Weismann refuse à la fécondation tout rôle dans le maintien et la conservation des espèces. Pour lui, la faculté illimitée d'assimiler et de se reproduire est un attribut primordial de la matière vivante, qui lui est inhérent, comme la force à la matière, et avec lequel le mode de reproduction, soit sexué, soit asexué, n'a rien à voir.

Telle est à grands traits la théorie longuement développée par Weismann. Elle dérive des idées du même auteur sur la continuité du plasma germinatif, considéré comme agent matériel unique de transmission des propriétés héréditaires et sur la non-hérédité des propriétés individuelles acquises. Ne me sentant nullement préparé à aborder une discussion à fond de ces délicates questions, je dois me contenter de rappeler que très peu de biologistes encore acceptent entièrement les opinions de Weismann, contre lesquelles s'élèvent de nombreuses objections. En outre, mes observations sur les Ciliés me semblent assez difficilement conciliables avec sa théorie. Ses idées, en effet, sur les rapports de la conjugaison des Protozoaires et de la fécondation sexuelle des Métazoaires sont inexactes et confuses. Il semble croire (p. 52-53) qu'il existe une différence essentielle entre la conjugaison, suivie de la fusion définitive des deux gamètes

[1] *Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektions-Theorie*, 1886.

et celle des Ciliés, se terminant par la disjonction et la séparation des conjoints. Suivant lui, cette dernière se rapprocherait plus que la première de la fécondation des Métazoaires. Il commet ainsi une confusion d'individualité, assimilant le corps de l'Infusoire à celui du Métazoaire. En réalité, c'est de la conjugaison fusionnante que la fécondation des Métazoaires se rapproche le plus ; puisque dans les deux cas il y a union et fusion des éléments sexuels. La conjugaison suivie de disjonction est une forme de fécondation dérivée, causée par le dualisme nucléaire spécial aux Ciliés.

En dernière analyse, ces trois formes de sexualité se réduisent à un processus essentiel identique, la copulation de deux noyaux germinatifs. Nous n'avons aucune raison de croire que leur rôle et leur signification physiologique puissent être différents. Weismann n'hésite pas cependant à le faire et, par une supposition sans preuves, attribue à la conjugaison fusionnante une simple influence de renforcement vital, et à la fécondation des Métazoaires un rôle spécial et essentiel dans la variabilité. La conjugaison des Ciliés, suivant lui, aurait également cette seconde signification, et cela uniquement parce qu'après la fécondation accomplie, les deux gamètes se séparent. On voit immédiatement combien cette manière de voir est superficielle et méconnaît complètement l'essence même du phénomène.

L'histoire de la conjugaison des Ciliés constitue l'argument le plus fort contre quelques-unes des idées de Weismann et le plus favorable à la troisième théorie générale, ou théorie du rajeunissement, que le savant professeur de Fribourg a vivement combattue dans son travail. Avant de réfuter ses objections, nous allons exposer brièvement ce système qui, on se le rappelle, est celui que nous avons adopté dans les conclusions du chapitre précédent.

La théorie du rajeunissement a été présentée pour la première fois et simultanément par Bütschli [1] et par Engelmann [2] dans leurs deux

[1] *Studien*, etc., 1876, p. 207.

[2] *Morphologisches Jahrbuch*, t. I, 1876, p. 628.

grands mémoires sur la conjugaison des Ciliés. Elle a été ensuite adoptée par Hensen[1] et Ed. Van Beneden[2]. Pour ces savants, la fécondation n'est pas une génération; mais un simple processus de rajeunissement. Le seul mode de reproduction connu est la division. Mais les phénomènes vitaux ne peuvent s'entretenir d'eux-mêmes indéfiniment. L'accroissement végétatif et la multiplication agame finissent par s'épuiser, si la fécondation n'intervient pas de temps à autre, afin, pour ainsi dire, de remonter le ressort vital détendu. « Il semble, dit Ed. Van Beneden, que la faculté que possèdent les cellules de se multiplier par division soit limitée : il arrive un moment où elles ne sont plus capables de se diviser ultérieurement, à moins qu'elles ne subissent le phénomène du rajeunissement par le fait de la fécondation. Chez les animaux et les plantes, les seules cellules capables d'être rajeunies sont les œufs; les seules capables de rajeunir sont les spermatocytes. Toutes les autres parties de l'individu sont vouées à la mort. La fécondation est la condition de la continuité de la vie. » Par elle, les cellules germinatives et leurs produits échappent à la mort, maintenant ainsi et perpétuant l'espèce qui, autrement disparaîtrait avec les simples individus.

Telle est cette ingénieuse théorie, à laquelle il ne manquait qu'une démonstration expérimentale pour être inattaquable. Elle a été vivement contestée par Weismann[3]. Nous allons examiner et réfuter ses objections et en même temps fournir la preuve expérimentale requise.

Weismann reproche à la théorie du rajeunissement d'être indéterminée, obscure et de mal se concilier avec nos conceptions actuelles physico-mécaniques de la vie. En quoi est-elle plus obscure, ou plus indéterminée qu'aucune de nos autres théories biologiques? C'est ce que je ne réussis pas à voir. Elle me paraît au contraire d'une simplicité et d'une clarté admirables. Comme toutes les

[1] *Hermann's Handbuch der Physiologie,* theil II, *Physiologie der Zeugung*, p. 236.
[2] *Archives de biologie*, t. IV. 1883, p. 620.
[3] *Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung.* etc., p. 44 et suiv.

théories scientifiques sérieuses, elle est sortie de l'expérience et de l'observation. Partout où la sexualité est connue, on a constaté l'action nécessaire et indispensable de la fécondation, renouvelant et rajeunissant la vitalité des cellules germinatives. En quoi consiste l'essence de ce rajeunissement? C'est ce que nous ne savons pas; pas plus que nous ne connaissons l'essence d'aucun phénomène primordial. Mais cette ignorance ne nous empêche pas d'en saisir nettement les conditions secondaires, qui constituent le déterminisme scientifique accessible à notre intelligence et nous permettent d'affirmer l'exactitude de nos conceptions.

Mais Weismann affirme que l'expérience n'est pas d'accord avec celle que nous défendons ici et que la parthénogenèse à elle seule suffit à la renverser. A cette objection, on peut répondre que les conditions complexes et les processus de la parthénogenèse sont encore trop mal connus, pour permettre d'en tirer des déductions solides. En outre, Weismann prétend que chez certains êtres la parthénogenèse a supplanté complètement la reproduction sexuelle. Je lui demanderai sur quelle preuve expérimentale indiscutable il appuie cette assertion, qui me paraît bien risquée. On a observé, en effet, quelques rares espèces de Crustacés et d'Insectes se reproduisant parthénogénésiquement pendant un certain nombre de générations; mais, à mon avis, la durée de ces expériences est bien insuffisante pour affirmer que ces générations agames se seraient perpétuées indéfiniment; surtout quand, chez de nombreuses espèces voisines, nous voyons la parthénogenèse alterner régulièrement avec la génération karyogamique.

Loin d'être inconciliable avec les idées physico-mécaniques générales, comme le prétend Weismann, la théorie du rajeunissement s'accorde au contraire parfaitement avec elles et semble même en découler logiquement. Tout le monde est d'accord aujourd'hui pour admettre que la vie, dans la forme avec laquelle elle s'épanouit, est la résultante des forces physico-mécaniques actives à la surface de notre planète. Or, nous voyons ces forces dérouler leur activité

dans des périodes alternantes, formant des cycles fermés. La lumière et l'obscurité alternent successivement, les saisons chaudes et les saisons froides se succèdent régulièrement, les périodes de sécheresse et les périodes d'humidité se suivent, partout règne l'alternance périodique dans ces grands facteurs de la vie. Qu'y a-t-il d'étonnant que celle-ci se soit modelée sur cette périodicité cyclique ? Ne serait-il pas plus surprenant, au contraire, qu'elle n'eût reçu aucune empreinte de ce caractère important, réglant l'évolution de ses facteurs, et qu'elle jouît d'une continuité indéfinie, quand ceux-ci sont soumis à des alternances régulières ? Pour moi, je considère l'alternance des générations agames avec la fécondation karyogamique comme une loi primordiale de la vie, assurant son maintien et sa perpétuité. Cette loi dérive de ses rapports intimes et nécessaires avec les grands facteurs physico-mécaniques qui ont présidé à son apparition et sont toujours la source à laquelle elle va puiser ses énergies spéciales. La preuve de ce rapport de cause à effet est évidente, puisque la grande majorité des êtres vivants suit encore, dans son évolution cyclique, un cours parallèle à celui de l'évolution des grands facteurs physiques. Chez beaucoup d'êtres vivants, en effet, la période de multiplications agames et le retour de la fécondation karyogamique sont réglés par la marche des saisons. Primitivement, cette loi a dû être universelle pour tous les êtres vivants. Ceux d'entre eux qui y échappent aujourd'hui, le doivent à des adaptations particulières, acquises secondairement. Il est donc des plus probables que les cycles évolutifs des êtres vivants étaient d'abord déterminés et limités uniquement par l'alternance des saisons et que ce ne fut que plus tard, qu'ils s'émancipèrent de cette influence primitive, pour relever plus spécialement de la constitution intime, du tempérament particulier de chaque espèce.

Suivant Weismann, il est impossible de faire la preuve que la division fissipare agame est inapte à se perpétuer indéfiniment, chez les espèces où elle constitue l'unique mode de reproduction (p. 46 et 49). Cette preuve, je crois cependant l'avoir donnée indiscutable dans

un travail antérieur [1], pour les cinq Infusoires ciliés suivants : *Stylonichia pustulata* (p. 206), *Stylonichia mytilus* (p. 213), *Onychodromus grandis* (p. 221), *Oxitricha* ? (p. 223), *Leucophrys patula* (p. 242). Elle n'était d'ailleurs pas difficile à établir, puisqu'un peu de patience y suffisait. J'ai démontré chez ces cinq espèces, que la multiplication fissipare ne pouvait pas se prolonger indéfiniment, que l'organisme s'affaiblissait graduellement sous l'action de la dégénérescence sénile et que la fécondation karyogamique était nécessaire à des périodes déterminées pour lui restituer ses énergies primitives. Je renvoie aux pages citées de ce travail, pour l'étude détaillée de ces processus de dégénérescence. Dans le travail actuel, nous avons complété le précédent, en décrivant et suivant jusque dans leurs plus menus détails les processus de rénovation, engendrés par la fécondation. La preuve est entière et le cycle évolutif complet d'un groupe d'êtres vivants a été suivi pas à pas, sans une lacune.

Il est donc désormais indiscutable que la fécondation, chez les êtres où nous la connaissons, est avant tout un phénomène de rajeunissement. C'est à elle que ces êtres doivent la faculté de pouvoir maintenir et perpétuer indéfiniment leur espèce. Sans elle, ces organismes succomberaient rapidement sous les attaques incessantes de la sénescence et auraient disparu depuis longtemps. C'est donc elle qui donne aux cellules germinatives la faculté d'échapper à la mort, à laquelle sont voués tous les autres éléments.

Primitivement, elle devait être partout entièrement distincte et indépendante de la reproduction, comme nous la voyons encore chez ces Protozoaires. Ce fut plus tard, seulement, que ces deux fonctions s'unirent et se confondirent presque, à la suite des différenciations et de la division du travail, qui se produisirent chez les Métazoaires et les Métaphytes et qui entraînèrent leur localisation dans des cellules spéciales et communes, les cellules germinatives. Malgré cette union intime, l'analyse scientifique réussit encore au-

[1] *Archives de zoologie expérimentale*, t. VI, 1888.

jourd'hui à les distinguer et à séparer les uns des autres les processus fécondateurs des processus reproducteurs.

Une autre conséquence, résultant nettement de mes études sur les Ciliés, est la distinction entre la fécondation et les phénomènes sexuels. La première est, en effet, complètement distincte et différente des seconds. Toutes les formes si variées et si caractéristiques que ces derniers revêtent, toutes ces différenciations si intenses, ces organes si différents et à structures si complexes, ces instincts si puissants, toutes ces adaptations particulières représentent simplement des phénomènes accessoires, sans rôle essentiel dans l'acte intime et primordial de la fécondation. Celle-ci, tout en conservant sa forme la plus complexe, peut cependant s'effectuer sans le concours de ces accessoires multiples, et se montrer ainsi dépouillée de tout caractère sexuel. C'est de cette façon que nous l'avons vue, chez les Ciliés, suivre pas à pas les mêmes processus compliqués que chez les Métazoaires, sans que nous ayons pu découvrir, chez ces Protozoaires, aucun phénomène réel de sexualité. Je crois donc que nous sommes autorisés à considérer cette forme comme tout à fait primitive, tandis que les variations et les différenciations particulières et multiples de la sexualité ne doivent être regardées que comme des adaptations d'origine secondaire, destinées simplement à faciliter l'acte de la fécondation. Leur multiplicité et l'intensité avec laquelle elles agissent sur les organismes prouvent simplement l'importance de cette dernière, qui les a suscitées pour assurer son rôle et son bon fonctionnement.

Rappelons encore qu'en outre de sa haute fonction de rajeunissement, la fécondation est également, comme nous l'avons dit dans le chapitre précédent (p. 437), la fonction qui préside à la transmission des facultés héréditaires. C'est, en effet, par son intermédiaire unique que les propriétés et facultés individuelles et spécifiques passent d'une génération à l'autre. Weismann, avons-nous vu plus haut, lui attribue un troisième rôle essentiel dans la variabilité des individus et des espèces. Sans admettre entièrement ses idées sous

leur forme exclusive, il semble cependant qu'elles contiennent un fond de vérité important, et que le savant professeur de Fribourg aura le mérite d'avoir été le premier à attirer l'attention des biologistes sur un facteur de la variation resté inaperçu avant lui.

En terminant, il nous resterait encore à examiner la question de savoir si la fécondation est absolument universelle et nécessaire dans le monde vivant. Comme nous avons déjà examiné cette question dans le travail cité plus haut [1], nous y renverrons, en rappelant qu'après mûr examen nous sommes arrivé simplement à la conclusion que, dans l'état actuel de nos connaissances, il était impossible de donner une solution satisfaisante à ce problème de biologie. Ajoutons cependant que, si nous tenons compte de la grande généralité et de la grande uniformité des phénomènes de fécondation dans les deux règnes organiques, si surtout nous considérons la parfaite conformité de leurs processus chez les Métazoaires d'une part, et chez les Infusoires unicellulaires d'autre part, cet ensemble de faits parfaitement concordants et ces considérations nous obligent à regarder la fécondation comme une fonction d'origine primordiale. Elle a donc dû apparaître et se développer presque à l'aube de la vie chez les Monoplastides primitives, et se perpétuer, à titre de facteur biologique nécessaire, au travers de toutes les transformations et métamorphoses que la matière vivante a subies, depuis lors, dans son évolution générale et progressive.

APPENDICE.

Le travail sur la *multiplication des Ciliés*, que j'ai publié [2] l'année dernière, a été l'objet de quelques critiques, auxquelles je crois indispensable de répondre. Ce mémoire, en effet, doit être considéré comme la préface de celui-ci, et mes lecteurs ont pu constater que je me suis constamment appuyé sur les faits et les résultats, qui y

[1] *Loc. cit.*, p. 268 et suiv.

[2] *Archives de zoologie expérimentale*, t. VI, 1888, p. 165-277, pl. IX-XII.

sont contenus. Si, conformément à l'opinion de mes censeurs, ces faits et ces résultats sont inexacts, les références et les conclusions que j'en ai déduites ici se trouveraient, *ipso facto*, également fausses. Voyons donc, le plus rapidement et le plus succinctement possible, quelle valeur et quelle portée possèdent ces critiques.

Les unes s'adressent aux méthodes ou à des faits de détail ; les autres, au contraire, s'attaquent aux résultats généraux et aux conclusions. Nous examinerons d'abord les premières, pour finir ensuite par celles de la seconde catégorie.

Bütschli (*Protozoa*, p. 1591) ne s'explique pas comment j'ai réussi à compter exactement les Infusoires vivants sur mes préparations de culture, et considère comme impossible de faire le recensement de neuf cent trente-cinq *Stylonichia pustulata* sans les tuer. Rien, cependant, n'est plus aisé et j'en ai compté souvent des chiffres dépassant quinze cents individus, sans me tromper de plus de deux à trois dizaines. Ces Infusoires viennent se ranger sur le bord des préparations, y formant une bande étroite et continue sur tout le pourtour. Lorsqu'ils sont suffisamment nourris, ils demeurent assez tranquilles et changent très peu de place. Dans ces conditions, partant d'un point fixe et déterminé, on fait, sous le microscope, le tour de cette bande, en comptant deux, quatre, six, huit, etc., et on arrive ainsi rapidement à un résultat, qui, je le répète, sur un nombre de quinze cents individus, ne sera en erreur que de deux à trois dizaines. Avec des chiffres de deux cents à trois cents individus, l'erreur pourra n'être plus que de quelques unités. Comme dans mes recherches, il s'agissait uniquement du nombre des bipartitions, on conçoit immédiatement que ces erreurs de deux à trois dizaines d'individus n'ont pu avoir aucune influence sur mes résultats.

Le même critique (*Protozoa*, p. 1588) exprime le regret que mes cultures n'aient pas été soumises à une température constante et, supposant que celle-ci subissait de grandes fluctuations diurnes, il croit que le chiffre unique de mes tableaux n'exprime pas la véri-

table température moyenne, avec laquelle ont vécu mes Infusoires. Cette critique n'est pas plus fondée que la précédente; mais je dois avouer que j'aurais dû la prévenir moi-même, en donnant, dans mon premier mémoire, les explications suivantes. Jamais, pendant l'hiver, il n'a été allumé de feu dans la pièce où se trouvaient mes cultures. En outre, cette pièce, étant orientée au nord-nord-est, ne reçoit que très peu le soleil en été. Enfin, elle est placée immédiatement au bord de la mer, dont le voisinage atténue considérablement les écarts quotidiens de température. Dans ces conditions, la température y varie très peu pendant le cours d'une journée. J'en ai fait le contrôle avec des thermomètres à maxima et à minima et, dans l'immense majorité des journées, cette variation ne dépassait pas 1 degré. Il fallait un temps exceptionnel, marqué par quelque forte perturbation météorologique, pour qu'elle atteignît à 2 ou 3 degrés. Les chiffres de mes tableaux expriment donc une température moyenne stable et exacte.

Fabre-Domergue (*Annales de micrographie*, t. II, 1889, p. 237) critique les méthodes employées dans mes cultures. Il ne saurait comprendre comment neuf cent trente-cinq Stylonichies peuvent trouver les gaz nécessaires à leur vie, dans une masse d'eau de 100 millimètres cubes. D'après lui, les multiplications obtenues sur mes porte-objets n'auraient été que des multiplications hypertrophiques, semblables, dit-il, à celles qui se produisent dans certains organes; hypertrophies qu'il néglige de préciser plus exactement et que j'avoue totalement ignorer. Enfin, il résume ses critiques, en prétendant que mes conclusions sont hâtives et que la question de la sénescence des Ciliés, loin d'avoir été démontrée par moi, a besoin d'être reprise par des procédés plus rigoureux.

La seule chose qui me paraisse hâtive dans tout cela, ce sont les reproches de mon contradicteur. Car, enfin, il me semble oublier trop facilement que mes conclusions s'appuient sur des expériences, qui ont duré pendant presque deux années entières. Fabre veut bien me reconnaître les qualités d'un observateur consciencieux. Je dois lui

déclarer que je suis plus exigeant que lui. Jamais je ne pourrais me résoudre à adresser pareil compliment à un observateur qui, ayant eu sous les yeux des faits pathologiques, pendant deux années durant, aurait été assez aveugle pour les confondre avec des phénomènes normaux.

Mais que Fabre se tranquillise ! Mes cultures se sont toujours développées dans les conditions normales et régulières les plus parfaites. Mon jeune censeur eût pu s'en assurer lui-même, en refaisant quelques-unes de mes expériences. Elles sont des plus faciles à exécuter et n'exigent qu'un peu de patience.

En outre, un peu plus de réflexion pouvait encore lui faire voir de suite le mal fondé de ses critiques. Il est facile, en effet, de se rendre compte que les Infusoires de mes cultures n'ont jamais été confinés et ont toujours eu, en abondance, l'oxygène nécessaire à leur respiration. Placés sous le couvre-objet, ils viennent tous immédiatement se grouper sur le bord de la préparation, où ils trouvent de l'eau suffisamment aérée, et neuf cent trente-cinq Stylonichies peuvent très aisément vivre ainsi, dans d'excellentes conditions respiratoires. En effet, calculant l'espace occupé par une *Stylonichia pustulata* de grande taille (160 μ en longueur et 65 μ en largeur), nous obtenons le chiffre de 10 400 μ carrés. Prenant maintenant une mince bordure de 1,5 millimètre (= 1 500 μ) sur le pourtour des couvre-objets de 18 millimètres de côté (= 18 000 μ), employés dans mes expériences, et multipliant 18000 par 4, ensuite ce résultat par 1 500, nous obtenons, pour la superficie totale de cette bordure, le chiffre de 108 000 000 de μ carrés. Divisant ce dernier chiffre par 10 400, nous trouvons 10 384 superficies égales à celle d'une *St. pustulata*. Il faut encore doubler ce chiffre, car les Stylonichies vivent tout aussi bien suspendues à la paroi inférieure du couvre-objet, que posées sur le porte-objet. Nous avons donc là, pour placer nos Stylonichies, une surface disponible 22 fois plus grande que celle représentée par neuf cent trente-cinq individus. Chacun d'eux y peut disposer d'un espace 22 fois plus grand que celui

qu'il occupe. Ajoutons encore que, dans cette bordure du pourtour, l'eau, constamment agitée par le tourbillon vibratile des Infusoires, est en mouvement de circulation continue et que la couche du bord, sans cesse attirée en dedans, y apporte l'oxygène nécessaire à la respiration des Infusoires.

En résumé, je crois, jusqu'à preuve expérimentale du contraire, avoir le droit d'affirmer que les Infusoires de mes cultures se sont développés normalement et que les phénomènes de dégénérescence sénile, par lesquels ces cultures se sont terminées, n'étaient que la suite régulière et non pathologique de ce développement. J'attendrai donc des objections mieux fondées que celles de Fabre, avant de renoncer à mes observations sur la sénescence des Ciliés.

En terminant, je ferai encore remarquer au même critique que je n'ai nullement négligé, comme il l'affirme, l'influence des Bactéries sur la vie des Infusoires. Je l'ai constatée nombre de fois et n'ai pas manqué de la signaler page 203 de mon mémoire, en m'en servant, comme d'un argument important, pour expliquer certaines variations dans la multiplication des Ciliés.

Bütschli (*Protozoa*, p. 1590) met en doute l'importance de cette influence. Elle peut cependant être fort grande, ainsi que j'espère le démontrer, en relatant l'expérience suivante. J'avais préparé une infusion de petits pois verts écrasés, et j'y avais introduit une centaine de *Glaucoma pyriformis*. Quatre à cinq jours plus tard, une couche de zooglœa couvrait la surface de l'infusion, et des milliers de Glaucomes s'en nourrissaient. J'introduisis quelques individus de la *Leucophrys patula*, qui, se nourrissant des Glaucomes, y prospérèrent, en se multipliant beaucoup. J'y transportai alors plusieurs centaines de *Stylonichia mytilus;* mais elles ne réussirent pas à vivre dans cette infusion et disparurent sans laisser de traces. La *St. mytilus* se nourrit cependant fort bien du *Glaucoma pyriformis*, comme je l'ai reconnu maintes fois sur mes préparations en chambre humide. En outre, elle n'a rien à redouter de la *Leucophrys patula*, cette dernière finissant toujours par devenir sa victime, lorsqu'elles

sont isolées ensemble. Je suis donc convaincu que, dans le cas actuel, les Stylonichies ont disparu uniquement parce que les Bactériacées, développées dans cette infusion, leur étaient défavorables. Si ces microphytes peuvent arrêter ainsi complètement le développement d'une espèce, à plus forte raison devons-nous admettre, comme je l'avais affirmé dans mon précédent travail, qu'ils l'affaibliront dans d'autres cas et causeront ainsi de grandes variations dans la multiplication des Infusoires.

J'ai insisté particulièrement sur ce point, parce que Bütschli (*Protozoa*, p. 1590), s'emparant des variations notées dans mes tableaux de culture, en tire la conclusion que mes chiffres de moyennes manquent d'exactitude. D'après lui, la puissance de multiplication d'une espèce peut varier d'une génération à l'autre. A l'appui de cette manière de voir, il emprunte, à mon journal de culture de la *Stylonichia pustulata*, les chiffres de bipartitions obtenues sur le premier isolement, qui a duré six jours. Les variations y sont, en effet assez grandes, bien que la température soit demeurée uniforme. Les deux premiers jours, il ne s'est fait qu'une bipartition par vingt-quatre heures ; le troisième, trois ; le quatrième et le cinquième, deux ; le sixième, une. Mais ces variations s'expliquent très aisément. La Stylonichie isolée sortait de conjugaison ; de là le retard de son développement pendant les premier et second jours. Nous l'avons constaté antérieurement, chez toutes les espèces étudiées, les deux premières bipartitions post-syzygiennes s'effectuent toujours avec une grande lenteur. L'unique bipartition du sixième jour s'explique également très bien par le grand nombre d'individus tenus sur la préparation. Ils devaient s'y gêner réciproquement pour la préhension des aliments, qui ont pu aussi devenir insuffisants. Quant aux inégalités dans l'énergie de multiplication des rejetons de certaines Vorticellides coloniales, que le savant professeur d'Heidelberg m'objecte encore, je suis persuadé qu'il faudrait en rechercher la cause dans la différence de position et, peut-être aussi, dans la différence de volume initiale, dont lui-même parle. Je persiste donc à soutenir

que, tant que la dégénérescence sénile n'est pas intervenue, tous les individus d'un même cycle de générations jouissent d'une puissance de développement parfaitement égale.

J'ai affirmé, en outre, que cette puissance de multiplication se maintient régulière et égale pendant le cycle entier, sans qu'il se produise un affaiblissement graduel depuis la première génération post-syzygienne, jusqu'au retour d'une nouvelle période de maturité karyogamique. Autrement dit, je nie que les Infusoires, au sortir de la conjugaison, jouissent d'un faculté de reproduction plus énergique que plus tard. Bütschli (*Protozoa*, p. 1592) a vivement protesté contre cette conclusion, et croit même avoir trouvé la preuve du contraire dans mon propre travail, dont il cite un passage. J'avoue volontiers que la phrase citée peut prêter à une facile ambiguïté, car, en l'écrivant, j'avais surtout en vue les atrophies et les dégradations morphologiques de la sénescence, réduisant la taille des individus et les amenant peu à peu à l'incapacité complète d'entretenir leur existence. Je ne pensais nullement à la faculté de reproduction, comme Bütschli l'a compris. Je reconnais que la faute en est à ma rédaction défectueuse; mais, en même temps, je tiens à rappeler la netteté de mes affirmations contenues plus loin, ainsi que l'importance des expériences sur lesquelles je les appuyais. Car ces expériences ont porté, non pas seulement sur une seule espèce, comme Bütschli le dit à tort, mais bien sur cinq.

Aujourd'hui encore, je persiste dans ma manière de voir, malgré les objections de mon savant contradicteur. Je suis convaincu que si, dans les générations d'un cycle, il se produit un ralentissement, celui-ci se fait sentir seulement dans la période affectée de dégénérescence sénile; c'est-à-dire, lorsque les Infusoires sont devenus incapables de rajeunissement karyogamique. Voici, par exemple, une *Stylonichia pustulata* sortant de conjugaison, qui, par une température moyenne de 16 degrés centigrades, a mis quatorze jours pour effectuer les bipartitions 3 à 29; tandis qu'une autre Stylonichie, prise à sa 150[e] bipartition, par une température de

14°,5, a exécuté 25 bipartitions pendant la même durée. En outre, le chiffre maximum de 5 bipartitions, dans les vingt-quatre heures, a été constaté aussi bien avec une vieille Stylonichie, arrivée à sa 268e bipartition, la température étant de 24 degrés, qu'avec une jeune observée après sa deuxième bipartition, la température étant de 23 degrés. Ces faits, me semble-t-il, doivent primer toutes les raisons théoriques, la question relevant avant tout de l'observation et de l'expérience. En somme, la multiplication fissipare n'est pas toujours absolument corrélative de l'accroissement végétatif. Je l'ai démontré par l'histoire de la formation des rejetons nains de la *Leucophrys patula* et par les dernières multiplications des rejetons dégénérés et informes de la *Stylonichia pustulata*. L'accroissement végétatif, en ce qui touche la taille des individus, peut donc fort bien se trouver affaibli par la sénescence, sans que la puissance de multiplication en éprouve aucune influence débilitante.

J'arrive maintenant à des critiques d'une portée plus générale, qui m'ont été faites par le professeur Gruber (de Fribourg). Le jeune et savant micrographe a consacré à mon travail un long compte rendu (*Biologisches Centralblatt*, t. IX, 1889, p. 14-23), dont je saisis l'occasion de le remercier[1]. D'accord avec moi sur quelques-unes de mes conclusions, il repousse énergiquement les critiques que j'ai formulées contre la théorie de la prétendue immortalité potentielle des Infusoires. Élève et ami de Weismann, auteur de cette théorie, il va jusqu'à m'accuser d'ingratitude à l'égard de ce savant, dont je respecte infiniment le talent et le génie, mais auquel je crois rendre honneur, comme il le mérite à tant de titres, en lui disant la vérité, uniquement et simplement telle que je la conçois.

Gruber, sans contester la réalité des phénomènes morphologiques de la dégénérescence sénile, tels que je les ai décrits, nie cependant énergiquement que j'aie démontré l'existence, chez les Ciliés, d'une mort naturelle, causée par la sénescence. Il me permettra, d'abord,

[1] J'adresse les mêmes remerciements au docteur Korschelt, de Berlin, pour son compte rendu dans la *Naturwissenschaftlichen Rundschau*, t. IX, 1889, p. 344-347.

de lui faire remarquer que, s'il a raison, ces phénomènes de dégénérescence demeurent en l'air, sans explication. Il ne peut, en effet, croire en avoir donné une suffisante, en affirmant que mes expériences ont seulement démontré que les Infusoires ciliés privés de conjugaison éprouvent des modifications *pathologiques*, entraînant leur destruction. Comparer et assimiler les dégradations de la sénescence à de simples phénomènes pathologiques est jouer sur les mots, et confondre des choses profondément différentes. Qui oserait jamais soutenir que les processus morbides des maladies sont de même nature que les dégénérescences débilitantes de la vieillesse, et que la mort lente et graduelle du vieillard, causée par l'épuisement de toutes ses énergies vitales, est identique à l'extinction rapide et violente des victimes d'un contage pathogène ? Inutile d'insister sur la profonde erreur contenue dans une pareille confusion.

Gruber cependant s'y enfonce encore plus avant, et, comparant ensemble la disparition des Infusoires affectés de dégénérescence sénile avec celle des œufs non fécondés, il va jusqu'à prétendre que ces morts sont l'une et l'autre simplement accidentelles. La comparaison contenue dans la première partie de cette assertion est exacte ; mais l'assimilation de la mort de ces deux organismes aux morts dites accidentelles est une profonde erreur. Ces morts, à mon avis, sont avant tout et essentiellement naturelles. Elles sont inhérentes à ces deux organismes et dérivent de leur essence même. L'œuf non fécondé et le Cilié dégradé par la sénescence meurent par incapacité naturelle et fondamentale de vivre. Ces morts ont leur principe dans la constitution même de ces êtres. L'œuf, se désorganisant et se détruisant par manque de fécondation, meurt de mort naturelle, exactement comme l'Infusoire et le corps du Métazoaire rongés par la décrépitude sénile. Ces deux morts n'ont donc rien de commun avec les morts dites accidentelles, par maladies, ou autres causes extérieures à l'organisme.

Gruber, en les assimilant, a commis une confusion, qui nous explique comment il a pu croire retrouver dans mes propres expé-

riences la preuve de l'immortalité des Ciliés. Suivant lui, en affirmant que l'action délétère de la sénescence est compensée et annulée par le rajeunissement karyogamique, j'aurais en même temps démontré cette immortalité, puisque la substance des individus rajeunis échappe à la mort. Cette objection qui, de prime abord, peut sembler assez spécieuse, est fondée sur une interprétation bien superficielle des faits. Voyant un Infusoire, au sortir de la conjugaison, recommencer à vivre de la vie végétative avec un corps semblable à celui avec lequel il s'était accouplé, mon contradicteur affirme qu'il y a continuité parfaite et identité absolue entre ces deux corps. Il oublie ainsi tous les profonds changements et toutes les rénovations qui viennent de s'effectuer dans cet ex-conjugué : l'ancien macronucleus désorganisé et éliminé ; le micronucleus rejetant également au dehors la majeure partie de sa substance, pour s'unir avec un autre micronucleus d'origine étrangère et ayant subi les mêmes modifications ; le nouveau macronucleus et le nouveau micronucleus, enfin, se développant aux dépens de ce noyau mixte. Il y a donc non seulement des modifications dans les parties élémentaires et la substance de l'individu primitif ; mais, ce qui est beaucoup plus important, il y a apport et introduction d'un élément étranger, qui s'incorpore et s'unit à son homologue. Cette incorporation s'effectue, non par une assimilation nutritive précédée d'une dissolution, mais se fait directement, l'élément étranger conservant sa structure intime et ses propriétés particulières. Plus encore, c'est uniquement sous l'influence de l'introduction et de l'incorporation de cet élément étranger, que l'Infusoire ex-conjugué se trouve investi des nouvelles énergies vitales, que lui confère le rajeunissement karyogamique. Peut-on dire, après tout cela, que cet ex-conjugué est identique à la gamète primitive ? Évidemment non, puisqu'ils diffèrent essentiellement l'un de l'autre, non seulement par leur puissance physiologique, mais encore matériellement par l'incorporation d'un élément substantiel étranger, sans le concours duquel sa propre substance eût été condamnée à une mort inévitable, ou mort na-

turelle. Ce n'est donc que par une vue fort incomplète et superficielle de ces faits, que Gruber a cru pouvoir en déduire la preuve de l'immortalité des Infusoires.

Cette mortalité naturelle par sénescence, des Ciliés, constitue, contre la célèbre théorie de la continuité d'un plasma germinatif immortel de Nüsbaum et Weismann, une difficulté qui me semble insurmontable. En effet, il n'existe chez ces Protozoaires aucune partie, aucun élément qui, par lui-même et par ses propres facultés seules, puisse se maintenir et vivre indéfiniment. Le micronucleus, dont la principale fonction semble bien être le maintien et la conservation de l'espèce, et qui, par conséquent, devrait être considéré comme le véritable substratum du plasma immortel, loin de jouir d'une jeunesse éternelle, paraît au contraire être affecté d'une caducité plus grande et plus prématurée que celle des autres parties de l'organisme. Dans mes expériences sur la *Stylonichia pustulata* et l'*Onychodromus grandis*[1], j'ai pu démontrer que, de tous les organes, c'était le micronucleus qui s'atrophiait et disparaissait le premier sous l'influence de la dégénérescence sénile. Cette caducité prématurée des noyaux et cellules germinatifs se constate d'ailleurs également chez les Métazoaires supérieurs. On sait en effet que, chez eux, c'est la fonction de la génération qui s'affaiblit la première et qu'ils deviennent stériles longtemps avant que les autres fonctions aient subi une dégradation un peu sensible. Tous ces faits nous conduisent à la conclusion suivante : loin que les éléments germinatifs jouissent d'une jeunesse inaltérable et échappent à la dégénérescence sénile, ils sont, au contraire, les premiers à en éprouver les effets délétères. Ils ne lui échappent que par la fécondation karyogamique, qui les renouvelle et leur redonne une vitalité nouvelle.

Ce rajeunissement les modifie profondément, puisque d'organismes voués à une mort fatale et prochaine, elle en fait des êtres

[1] *Archives de zoologie*, etc., t. VI, 1888, p. 208 et 221.

capables d'une longue vie et de se multiplier pendant une longue série de générations. Affirmer que, dans ce phénomène, il y a une simple continuité des substratums matériels et identité parfaite entre eux avant et après leur karyogamie, me semble aussi inadmissible que si l'on prétendait que les éléments d'un acide et d'une base, fusionnés ensemble pour constituer un sel, se retrouvent encore avec leur personnalité dans ce sel. Au point de vue moléculaire, il y a bien identité et par conséquent continuité ; mais au point de vue chimique, il y a transformation et métamorphose. Dans le cas, la métamorphose est la chose essentielle, puisque c'est d'elle que dérivent les nouvelles propriétés et les nouvelles forces actives du nouvel être.

Chaque copulation de deux pronucleus d'origines cellulaires différentes doit donc être considérée comme la création d'un centre d'énergies biologiques nouvelles, d'un nouveau foyer d'activités physiologiques qui, évidemment, étaient à l'état latent dans les micronucleus primitifs, mais sous une autre forme. En quoi consiste l'essence de cette création ? Nous ne le savons pas. Mais, ce qui est bien incontestable, c'est que, par son effet, ces nouveaux noyaux rajeunis ont acquis une virtualité nouvelle qui n'existait pas auparavant. Cette virtualité est donc un résultat, une création de toute pièce, et il est impossible ici de parler d'une continuité sans lacune.

Gruber prétend encore que je n'ai pas réussi à réfuter Weismann, lorsqu'il affirme l'égalité physiologique absolue et indéfinie des rejetons issus par bipartition d'une Monoplastide. J'avoue ma grande surprise à la lecture de cette critique, car il me semblait avoir donné une réfutation inattaquable de cette thèse, en décrivant toutes les modifications et les dégradations dont souffrent les générations d'Infusoires tombées dans la dégénérescence sénile. Mon contradicteur considérerait-il donc une *Stylonichia pustulata* de la 250e génération, avec sa taille réduite, son micronucleus entièrement atrophié et son incapacité du rajeunissement karyogamique, comme

physiologiquement égale avec un individu de la même espèce sortant de conjugaison ?

Gruber, enfin, n'admet pas de comparaison et d'homologie entre l'évolution en cycle des Protozoaires et celle des Métazoaires. D'après lui, l'œuf fécondé n'est pas assimilable à l'infusoire conjugué, parce que, dit-il, le cycle des polyplastides doit se compter de l'œuf à l'œuf suivant, et que ce cycle est toujours fermé avant que les cellules du corps, ou cellules somatiques, aient cessé de se multiplier. Je lui répliquerai qu'il en est parfaitement de même chez les Ciliés. En effet, les individus arrivés à maturité karyogamique sont homologues des cellules germinatives, ou œufs non fécondés. Peu importe que chez certains êtres, probablement assez peu nombreux d'ailleurs, ces cellules germinatives se différencient des cellules somatiques dès le début de l'ontogénie, puisque chez un grand nombre d'autres êtres, comme les végétaux par exemple, cette différenciation précoce n'existe pas. Les Ciliés, parvenus à maturité, peuvent ne pas se conjuguer et continuer à se multiplier comme de simples cellules végétatives, ou cellules somatiques. Ces multiplications se continueront même encore après l'épuisement et l'annulation de cette maturité karyogamique, et alors nous aurons des générations d'Infusoires placées complètement en dehors du cycle, exactement comme celles des cellules somatiques des Métazoaires à différenciation germinative précoce. Il y a donc similitude parfaite entre le cycle du Cilié et celui du Métazoaire.

En résumé et quoi qu'en ait pu dire mon savant contradicteur de Fribourg, je considère encore aujourd'hui les conclusions et les déductions théoriques de mon travail comme parfaitement légitimes, et solidement assises sur la base de mes observations empiriques, auxquelles il veut bien accorder une valeur sûre et inattaquable.

En terminant, j'aurais encore dû examiner les critiques formulées par Nüsbaum [1]. Mais il ne m'a pas été possible de me procurer

[1] *Sitzungsberichte der niederrheinischen Gesellschaft für Natur und Heilkunde in Bonn,* januar 1889.

son article, et je le connais seulement par le court résumé qui se trouve dans le compte rendu de Korschelt, cité plus haut. Si j'en juge par ce résumé, Nüsbaum me paraît être tombé dans des confusions semblables à celles de Gruber ; confusions sur lesquelles s'appuie sa prétendue réfutation des preuves de la mortalité des Ciliés, contenues dans mon travail.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Les contours des syzygies sont représentés tels que je les ai observés sur mes préparations fixées par les réactifs. J'ai hésité d'abord pour savoir si je ne devais pas leur restituer la forme plus réelle de l'état vivant; mais j'y ai renoncé, voulant avant tout me conformer à la plus scrupuleuse exactitude et ne figurer que ce que j'ai vu. Je me suis départi de cette règle seulement pour les syzygies du *Spirostomum teres*, dont les longs corps si rétractiles se tordent et se contorsionnent de mille façons sur les préparations. Tous mes croquis originaux ont été faits à la chambre claire, avec des grossissements beaucoup plus forts que ceux avec lesquels je les reproduis ci, après les avoir réduits au pantographe.

PLANCHES IX-XII.

FIG. 1-62. Conjugaison du *Paramecium caudatum*. Gross. 210, à l'exception de 1-14, 28*a*-34*a*, 44*a*-50*a*, dont les grossissements sont de 900.

1. Micronucleus à l'état de repos.

2-8. Phases de son stade d'accroissement A.

9-14. Phases de sa mitose.

15-16. Syzygies pendant le stade A.

17-21. Stades B et C.

22-27. Stade D et désorganisation des corpuscules de rebut.

28-34. Stade E, montrant toutes les phases de l'échange des pronucleus mâles et de leur copulation avec les pronucleus femelles.

35-37. Stade F et disjonction de la syzygie.

38-43. Stades $\frac{G}{1}$, $\frac{G}{2}$, avec le dépelotonnement de l'ancien noyau.

44-49. Phases du stade H; accroissement des nouveaux corps nucléaires et fragmentation de l'ancien noyau.

50-52. Ex-conjugués après la première et la seconde bipartition ; retour à l'état normal.

53-54. Les deux rejetons d'un ex-conjugué, dont l'un n'a emporté qu'un des nouveaux corps nucléaires et l'autre trois.

55-58. Ex-conjugués tenus dans un milieu dépourvu de nourriture, pour faire voir la réincorporation des fragments de l'ancien noyau, ainsi que la jonction et la fusion des nouveaux corps nucléaires.

59-64. Anomalies expliquées dans le texte, p. 208.

PLANCHES XII-XIII.

Fig. 1-33. Conjugaison du *Paramecium aurelia*. Gross., 300, sauf 1-5, gross., 900.

1. Micronucleus à l'état de repos.
2-5. Phases de son accroissement au stade A.
6. Syzygie pendant le stade A.
7-10. Stades B et C.
11-13. Stade D ; résorption des corpuscules de rebut.
14-17. Stade E ; échange et copulation des pronucleus.
18-20. Stade F et disjonction de la syzygie.
21-22. Stade G.
23-26. Stade H ; accroissement des corps nucléaires de rajeunissement.
27-29. Première bipartition et retour à l'état normal.
30. Un ex-conjugué mal nourri, avec ses deux corps nucléaires de rajeunissement en voie de fusion.
31-33. Anomalies ; voir le texte, p. 227.

PLANCHES XIII-XIV.

Fig. 1-21. Conjugaison du *Paramecium bursaria*. Gross., 210, sauf 1*a*–5*a*, gross., 420.

1-4. Syzygies pendant le stade A.
5-6. Stade B.
7-8. Stade B et résorption des corpuscules de rebut.
9-10. Stade E ; échange et copulation des pronucleus.
11-12. Stade G et disjonction de la syzygie.
13-19. Phases du stade H.
20-21. Anomalies expliquées dans le texte, p. 236.

PLANCHES XIV-XV.

Fig. 1 *d*-24 *d*, 25-30. Conjugaison du *Colpidium colpoda*. Gross., 290, sauf 1 *d*-7 *d*, gross., 900.

1 *d*. Micronucleus à l'état de repos.
2 *d*-7 *d*. Phases de son accroissement au stade A.
8 *d*. Stade A.
9 *d*-12 *d*. Stades B et C.
13 *d*-14 *d*. Stade D.
15 *d*. Stade E.
16 *d*-18 *d*. Stades F et G.
19 *d*-23 *d*. Stade H.
24 *d*. Première bipartition tout à son début.
25-30. Anomalies ; voir le texte, p. 247.

Fig. 31-38. Conjugaison du *Colpidium truncatum*. Gross., 290.

31. Stade A.
32-33. Stades B et C.

FIG. 34-35. Stade G.
36-38. Stade H.

FIG. 39-66. Conjugaison de la *Leucophrys patula*. Gross., 460, sauf 39-46, gross., 920.
39. Micronucleus à l'état de repos.
40-46. Son accroissement pendant le stade A.
47. Stade A.
48-49. Stades B et C.
50-52. Stade D.
53-56. Stade E ; échange et copulation des pronucleus.
57-59. Stades F et G.
60-66. Stade H et retour à l'état normal.

FIG. 67-72. Conjugaison du *Glaucoma scintillans*. Gross., 400.
67. Stade A.
68-69. Stades B et C.
70. Stade D.
71. Stade G.
72. Stade H.

FIG. 73-82. Conjugaison du *Chilodon uncinatus*. Gross., 450
73. Stade A.
74. Stade B.
75-79. Stades D et E.
80. Stade F.
81-82. Stade H.

PLANCHE XVI.

FIG. 1-12. Conjugaison du *Cryptochilum nigricans*. Gross., 900.
1. Stade A.
2-4. Stades B et C.
5. Stade $\frac{G}{2}$.
6-12. Stade H.
13. Stade H du *Coleps hirtus*. Gross., 600.
14. Stade H du *Cyclidium glaucoma*. Gross., 900.
15 et 16. Stades A et H du *Loxocephalus granulosus*. Gross., 600.
17-18. Anomalies du *Cryptochilum nigricans*.

FIG. 19-25. Conjugaison du *Prorodon teres*. Gross., 220.
19-21. Stades A, B et C.
22. Stade ?
23-24. Stade H.
25. Anomalie.

FIG. 26. Une syzygie à l'état vivant de l'*Enchelys farcimen*. Gross., 420.

FIG. 27. Une syzygie à l'état vivant du *Didinium nasutum*. Gross., 210.

Fig. 28. Fin du stade H de la même espèce.

29-42. Conjugaison du *Loxophyllum fasciola*. Gross., 460, sauf 29-31, gross., 920.

29. Micronucleus à l'état de repos.

30-31. Son accroissement pendant le stade A.

32-34. Stades A, B et C.

35. Stade D.

36-38. Stade E, échange et copulation des pronucleus.

39. Stade F.

40-42. Stade H.

Fig. 43 et 44. Stades A et B de la conjugaison du *Loxophyllum obtusum*. Gross., 460

PLANCHE XVII.

Fig. 1-16. Conjugaison du *Spirostomum teres*. Gross., 210, sauf les numéros avec *a* et *b*, gross., 900.

1. Quadruple syzygie au stade A.

2 et 2 *a* et *b*. Stade B.

3. Stade C.

4. Stade D.

5-8. Stade E; échange et copulation des pronucleus.

9-11. Stades F et G.

12-16. Stade H.

Fig. 17-21. Conjugaison du *Climacostomum virens*. Gross., 195.

17-18. Stades A et B.

19-20. Stade H.

21. Un ex-conjugué à l'état vivant.

PLANCHE XVIII.

Fig. 1-40. Conjugaison de l'*Onychodromus grandis*. Gross., 220, sauf 3 19, 25 *a*-29 *a*, gross., 900, et 38, gross., 300.

1-2. Début de la conjugaison à l'état vivant.

3. Micronucleus à l'état de repos.

4-9. Son accroissement pendant le stade A.

10-19. Phases de sa mitose.

20-22. Stades A, B, C.

23-24. Stade D.

25-29. Stade E; échange et copulation des pronucleus.

30-32. Stades F et G.

33-35. Premières phases du stade H et disjonction.

36-37. Période d'accroissement du noyau de rajeunissement.

38. Un noyau de rajeunissement arrivé à son accroissement complet avec sa structure filamenteuse pelotonnée.

39-40. Retour à l'état normal.

PLANCHE XIX.

Fig. 1-22. Conjugaison de la *Stylonichia pustulata*. Gross., 225, sauf 1, 2, gross., 900, et 4 *a*, 4 *b*, gross., 580.

1. Micronucleus à l'état de repos.
2. Son accroissement maximum.
3. Stade B.
4. Stade E.
5-6. Stades F et G.
7-8. Disjonction et premières phases du stade H.
9-11. Période d'accroissement du noyau de rajeunissement; 9, à l'état vivant.
12-13. Retour à l'état normal.
14-22. Conjugaisons stériles sous l'influence de la dégénérescence sénile.

Fig. 23. Une syzygie de l'*Oxytricha fallax* au moment de la disjonction. Gross., 175.

PLANCHES XIX-XXI.

Fig. 1 *e*-11 *e* et 12-38. Conjugaison de l'*Euplotes patella*. Gross., 210, sauf 1 *e*-8 *e*, 12 *a*, *b*, gross., 900 et 19 *a*, *b*, 20 *a*, gross., 420.

1 *e*. Micronucleus à l'état de repos.
2 *e*-8 *e*. Phases de sa mitose.
9 *e*. Début de la conjugaison et première division préliminaire du micronucleus.
10 *e*-12. Accroissement des micronucleus complétant le stade A. Première apparition des nouveaux orifices pour l'échange des pronucleus, *d*, et destruction de l'appareil vibratile buccal, *f*, fig. 11 *e*.
13-15. Stades B et C.
16-17. Stade D.
18-21. Stade E; échange et copulation des pronucleus.
22-24. Stades F et G.
25-29. Stade G et accroissement du nouveau noyau de rajeunissement.
30-31. Retour à l'état normal.
32-33. Ex-conjugués chez lesquels des fragments de l'ancien noyau se sont conservés et fusionnés avec le nouveau.
34. Première bipartition d'un de ces ex-conjugués.
35-38. Conjugaisons stériles d'individus affectés de dégénérescence sénile.

Fig. 39-48. Conjugaison de l'*Euplotes charon*. Gross., 230, sauf 43 *a*, gross., 920.

39-40. Division préliminaire des micronucleus et leur accroissement ultérieur pendant le stade A.
41. Stade B.
42-44. Stade E.
45-46. Stades F et G; disjonction.
47-48. Stade H et accroissement du noyau de rajeunissement.

PLANCHES XXII-XXIII.

Fig. 1-29. Conjugaison de la *Vorticella monilata*, à l'exception de 3 appartenant à *Vorticella nebulifera*, et 5 au *Carchesium polypinum*. Gross., 290, sauf 3, gross., 900, 4, gross., 580, et 5, gross., 420.

Fig. 1. Début de la conjugaison et division préliminaire du micronucleus de la microgamète.

2-5. Accroissement des micronucleus complétant le stade A.

6-7. Stade B.

8-9. Stade C.

10-16. Stades D et E.

17-22. Stades F, $\frac{G}{1}$, $\frac{G}{2}$.

23-26. Stade H.

27-28. Les deux rejetons de la première bipartition d'un ex-conjugué.

29. Un autre rejeton après la deuxième bipartition.

Fig. 30-39. Conjugaison du *Carchesium polypinum*. Gross., 210.

30. Début de la syzygie. La microgamète est encore fixée sur le pédoncule de la macrogamète et son micronucleus en voie de se diviser.

31. Période d'accroissement des micronucleus complétant le stade A.

32-33. Stades B et C.

34-36. Stades $\frac{G}{1}$ et $\frac{G}{2}$.

37-39. Stade H.

Fig. 40-59. Conjugaison de la *Vorticella nebulifera*. Gross., 375.

40-45. Période des stades D et E, observée sur le vivant.

46. Stade A pendant l'accroissement des micronucleus.

47-48. Stades B et C.

49. Stade D.

50-52. Stades F et $\frac{G}{1}$.

53-54. Stade H.

55-56. Première bipartition.

57-58. Deux individus, l'un après la première bipartition, l'autre après la seconde.

59. Un individu au moment du retour du nouveau nucleus à la forme normale.

Fig. 60-61. *Vorticella microstoma*. Gross., 450.

60. Stade H.

61. Retour du nouveau noyau à la forme normale.

Fig. 62. *Vorticella cucullus*. Gross., 450. Début anormal du stade H avec seize jeunes nouveaux corps nucléaires.

TABLE DES MATIÈRES.

ÉTUDES ANATOMIQUES ET ZOOLOGIQUES

SUR

LES CYNTHIADÉES

PAR

DE LACAZE-DUTHIERS ET YVES DELAGE.

I

LA GLANDE PYLORIQUE.

Les zoologistes sont loin d'être d'accord sur les fonctions, les connexions et même sur l'existence, chez certaines Ascidies, de la *glande* dite *pylorique*, glande qui se retrouve aussi chez les Tuniciers inférieurs, sous le nom d'*organe hyalin* ou *réfringent*. Albany Hancock [1] la considère comme un foie ; Chandelon [2] comme une glande digestive spéciale ; Huxley a voulu voir en elle un appareil absorbant, Krohn un rein ; Kuppfer [3], qui croit l'avoir injectée par l'appareil circulatoire, en fait une dépendance de cet appareil ayant la double fonction d'absorber le chyme et de fournir au sang certains de ses éléments figurés ; M. Giard [4], sans se prononcer sur ses fonctions, se demande si l'on ne pourrait l'homologuer à la tige cristalline des Acéphales. Chez un partisan de la fixité de l'espèce, qui ne voit pas

[1] *On the Anatomy and Physiology of Tunicata* (*Journ. of the Linnean Soc. Zool.* vol. IX, 1868, p. 309, 346).

[2] *Recherches sur une annexe du tube digestif des Tuniciers* (*Bulletin de l'Académie royale de Belgique*, 2e série, t. XXXIX, p. 911. Bruxelles 1875).

[3] *Zur Entw. der einfachen Ascidien* (*Arch. Mikr. Anat.*, t. VIII, p. 381).

[4] *Deuxième étude critique des travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des Tuniciers et des Vertébrés*, in *Archives de zoologie expérimentale et générale*, t. I, 1872, p. 416, et *Recherches sur les Synascidies*, in *Ibid.*, p. 539.

dans les relations généalogiques des êtres la base nécessaire des homologies de leurs organes, cette opinion se concevrait. Mais, dans le cas contraire, elle peut paraître singulière, car elle suppose la présence de cet organe chez tous les ascendants directs des Tuniciers et des Acéphales jusqu'à l'ancêtre commun. Enfin, tout récemment, M. Roule [1] a décrit de nouveau ce même organe comme un rein.

M. Roule a étudié surtout et bien représenté les canaux de la glande et les renflements piriformes qui constituent les culs-de-sac d'origine chez une *Polycarpa*, mais, et c'est là ce qui l'a induit en erreur, il n'a pas reconnu que tous les canaux de la glande se groupent peu à peu, traversent le ligament conjonctif qui unit le pylore à l'intestin, et s'ouvrent par un seul canal très petit dans le cul-de-sac terminal de la gouttière stomacale, non pas au fond du cul-de-sac, mais sur la paroi tournée vers la branchie.

Ces faits avaient été cependant reconnus dès 1868 par Albany Hancock.

D'autre part, A. Hancock n'avait pas reconnu l'existence de la glande pylorique chez les *Cynthia* proprement dites pourvues d'un foie distinct, et ne la retrouvant que chez les formes privées d'un foie, il avait été amené à considérer la glande comme représentant le foie lui-même. Or, le fait qui sert de base à cette opinion est inexact. M. Roule a reconnu, chez les *Cynthia* vraies, l'existence de canaux glandulaires sur le tube digestif. D'ailleurs, pas plus ici que chez les Styélinées, il n'a reconnu dans ces tubes la glande pylorique ; n'ayant pas vu leur ouverture dans l'intestin, il les a considérés, ici aussi, comme constituant un appareil rénal sans communication avec le dehors.

Il résulte de nos recherches que la glande pylorique existe chez toutes les Cynthiadées, aussi bien chez les Cynthinées qui ont un foie distinct, que chez les Styélinées qui en sont dépourvues, et que

[1] *Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence*, in *Annales des sciences naturelles*, 6e série, t. XX, 1886.

chez toutes, la glande s'ouvre dans ce tube digestif par un orifice indiscutable.

Chez les Styélinées (voyez ci-dessous, fig. 1 et 2), l'estomac (*e*) est nettement limité, et le foie n'est représenté que par une couche jaunâtre qui revêt les plis stomacaux. Dans l'estomac, règne, le long du bord concave, une profonde gouttière (*g*) qui se termine au pylore par un petit cul-de-sac. De la base de ce cul-de-sac part un fort liga-

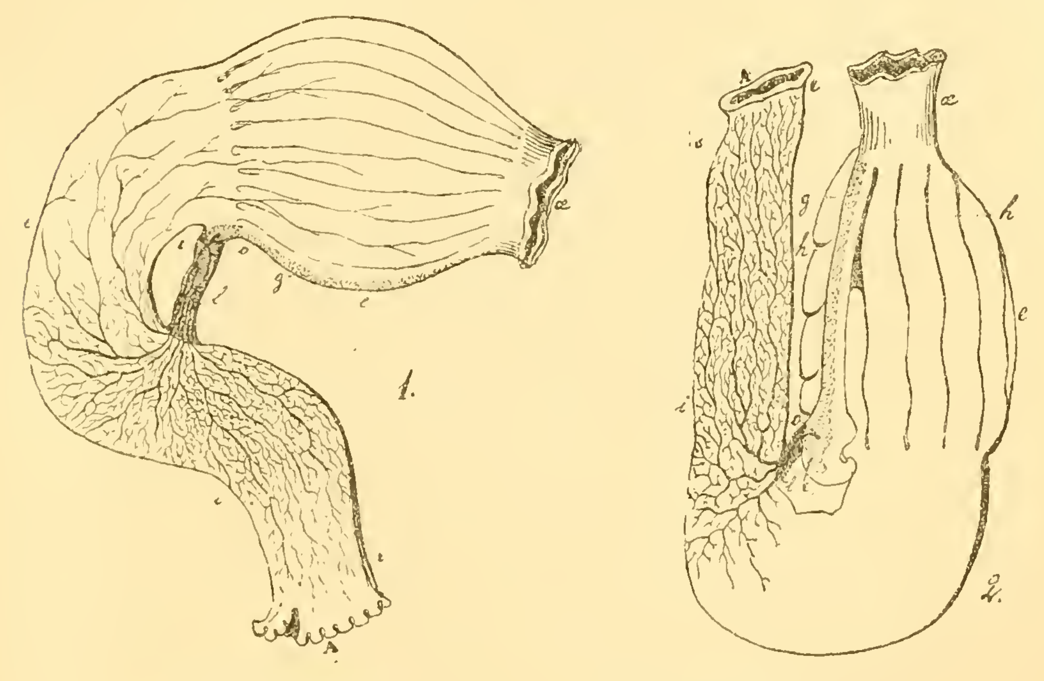


Fig. 1. Polycarpées. Fig. 2. Styélinées, s. str.

Tube digestif et glande pylorique des Styélinées. *a*, anus ; *œ*, œsophage coupé ; *e*, estomac ; *g*, gouttière stomacale ; *h*, sillons hépatiques de l'estomac ; *i*, intestin ; *l*, ligament pylorique allant du pylore à l'intestin ; *o*, orifice de la glande pylorique dans l'intestin. Les canaux de la glande pylorique sont représentés par des filets noirs.

ment conjonctif (*l*) qui sous-tend comme une corde la courbe intestinale, et se jette sur l'intestin (*i*), à bonne distance du pylore. Le canal excréteur de la glande se détache non du fond mais d'un point du cul-de-sac voisin de sa base (*o*), et se porte immédiatement dans le ligament qu'il traverse pour se rendre à l'intestin. Il mesure seulement 5 à 6 centièmes de millimètre de diamètre, et son calibre intérieur, déjà plus étroit que le diamètre total, est encore rétréci à l'embouchure dans l'intestin. Déjà, dans le ligament, le canal commence à se ramifier. Arrivé à l'intestin, il se divise en branches

très nombreuses qui se répandent sur le tube digestif et l'enveloppent comme un filet serré, les uns en remontant vers le pylore, sans l'atteindre toutefois, les autres, beaucoup plus nombreux, en descendant vers l'anus. L'estomac est toujours dépourvu de ces tubes glandulaires.

Chez les Cynthinées (voyez ci-dessous, fig. 3), il existe un foie distinct (*h*), mais pas de gouttière stomacale ; l'estomac (*e*) est mal délimité et la région pylorique est indécise. Il n'y a point de ligament intestino-pylorique. Le point (*o*) où débouche le canal excréteur de la glande, est situé un peu plus bas que chez les autres Cynthiadées. Il correspond à peu près au milieu de la première branche de l'anse digestive et s'ouvre sur la face branchiale du tube digestif. Il se détache à angle droit, puis se ramifie parallèlement à la surface. Ici encore la majorité des ramifications se dirige vers le rectum, et les dernières peuvent être suivies jusqu'au voisinage de l'anus. Mais un nombre relativement considérable remontent sur l'estomac, se répandent sur les lobes du foie, enveloppent l'estomac lui-même, et quelques-unes peuvent être suivies jusqu'à l'œsophage.



Fig. 3.
Tube digestif et glande pylorique des Cynthinées.
h, foie. Les autres lettres comme aux figures 1 et 2.

M. Roule figure nettement la disposition particulière des culs-de-sac d'origine chez les *Polycarpa*. Ces culs-de-sac sont renflés, piriformes, et leur base s'appuie précisément sur l'épithélium intestinal. Mais il croit à tort que cette disposition est spéciale aux *Polycarpa*. Nous l'avons retrouvée au même degré chez les autres Styélinées et, à un degré moindre, chez les *Cynthia*. Chez ces dernières, c'est seulement au niveau du coude que forment les deux anses intestinales qu'on l'observe nettement.

Nous avons remarqué aussi que les tubes de la glande ont une

grande tendance à se grouper autour des sinus sanguins. Mais nous avons toujours constaté, contrairement à l'opinion de Kuppfer, l'absence de communication entre les deux systèmes.

Tubes et ampoules terminales sont formés d'une membrane basale et d'une couche de cellules petites et cubiques dans les premiers, plus larges et plus basses dans les dernières. Les ampoules mesurent 15 à 20 μ sur 40 à 50 μ ; les canaux qui leur font suite ont un calibre intérieur extrêmement réduit qui, souvent, ne dépasse pas 1 à 2 μ.

Les dispositions particulières de l'appareil, dans chaque genre, les caractères de l'épithélium dans les différents points, sont rendus suffisamment intelligibles par les figures des pages 521 et 522, et par celles de la planche XXIV, accompagnée d'une explication détaillée, pour qu'il soit inutile de les décrire ici plus longuement.

Les fonctions de cet appareil ne se laissent pas facilement déduire de sa structure. Son ouverture dans l'intestin, au pylore, semble montrer qu'il sécrète des sucs digestifs à la manière d'un pancréas. Mais cela n'exclut pas la possibilité d'une fonction excrétrice. Les tubes de Malpighi des insectes, le foie des Vertébrés excrètent des produits de désassimilation, bien qu'ils s'ouvrent fort haut dans le tube digestif.

D'autre part, les cæcums d'origine ont tout à fait la disposition qui conviendrait à un appareil absorbant. Cette fonction d'absorption paraît au premier abord incompatible avec l'ouverture du canal commun dans le tube digestif, mais les relations des canaux de la glande avec les sinus sanguins pourraient à la rigueur rendre les échanges possibles. Néanmoins, nous ne pensons pas que cette fonction existe réellement, et la disposition des cæcums d'origine peut fort bien n'avoir aucune signification physiologique.

L'opinion la plus plausible est que la glande pylorique est une glande digestive spéciale, distincte du foie et cumulant peut-être, avec ses fonctions principales, celles d'un organe excréteur.

Nous avions pensé, pour résoudre cette question, à injecter dans

la cavité générale de l'animal du carmin d'indigo, du carmin ou surtout du tournesol. L'expérience ne peut manquer de donner des résultats intéressants. Mais comme M. Kovalevsky s'occupe actuellement de cette question, non pas spécialement pour les Ascidies, mais pour l'ensemble du règne animal, et qu'il a communiqué personnellement ses résultats à l'un de nous, nous croyons de notre devoir de lui laisser l'avantage de faire lui-même ce travail. M. Kovalevsky a publié un premier aperçu de ce travail dans les *Biologisches Centralblatt*, et l'un de nous en donne un résumé dans les *Notes et Revue* de ce volume même des *Archives*.

II

LES CARACTÈRES ANATOMIQUES ET LA CLASSIFICATION.

En créant le genre *Cynthia*, Savigny avait déjà commencé le démembrement que les zoologistes ont achevé après lui. Il divisait ses *Cynthia* en *Cynthiæ simplices*, *C. cæsiræ*, *C. styelæ* et *C. pandociæ*. R. Hertwig [1] a montré que les *C. pandociæ* sont des *Polycarpa* et doivent être rattachées aux *C. styelæ;* d'autre part, les *C. Cæsiræ* sont fort probablement, comme l'indique M. Roule [2], des Molgules; en sorte que les *Cynthia* de Savigny doivent être réduites aux *Cynthiæ simplices* et *styelæ*. Ces deux groupes ont été élevés au rang de sous-familles, celle des Cynthinées et celle des Styélinées, et décomposés en plusieurs genres. Dans les *Cynthiæ simplices*, Heller [3] a distingué les genres *Cynthia* (Sav.) [s. str.] et *Microcosmus* (Heller); dans les *Cynthiæ styelæ*, il a séparé des *Styela* (Macleay) [s. str.] les *Polycarpa* (Heller).

Ce sont là les quatre genres principaux de la famille, nettement

[1] *Jenaische Zeitschrift*, Bd. VII, p. 81, 1873.

[2] *Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence* (*Annales des sciences naturelles*, 6e série, t. XX, 1886, art. n° 1).

[3] *Untersuchungen über die Tunicaten des adriatischen Meeres und Mittelmeeres*, III, 7 taf., in *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Math. naturw.*, Classe 73e, Bd. I, Abth. S., 241-272. Wien, 1877.

caractérisés et universellement admis. A côté d'eux, les auteurs ont créé un certain nombre de genres secondaires dont quelques-uns paraissent pouvoir être définitivement admis, tandis que d'autres, établis sans caractéristique anatomique suffisante et sans dessins à l'appui, ne sauraient être acceptés sans réserves. Citons-en quelques-uns.

Traustedt[1] a créé le genre *Styelopsis* pour des formes voisines des *Styela*, mais ne possédant qu'une glande génitale, celle du côté opposé au tube digestif, et n'ayant à la branchie qu'un seul repli méridien situé du côté opposé à la glande génitale.

Goodsir et Forbes[2] ont proposé un genre *Pelonaïa* caractérisé par l'absence de repli dans le sac branchial et par une certaine disposition des organes génitaux qui n'est pas au fond très différente de celle des Styela.

Citons encore le genre Challengérien *Bathyoncus* créé par Herdmann[3] pour une Styélinée dépourvue de stigmates dans les mailles du treillis vasculaire qui forme le squelette de la branchie.

Ces trois genres paraissent suffisamment caractérisés.

Herdmann[4] a réuni, sous le nom de *Polystyelidæ*, un certain nombre de genres qui appartiennent bien aux Cynthiadées par la forme des orifices et par tous les caractères anatomiques, mais qui offrent la particularité de former des groupes d'individus soudés les uns aux autres par la tunique ; et il sépare les Polystyélinées des Cynthiadées pour les joindre aux Synascidies. Cette opinion pourrait être acceptée si ces groupes d'individus étaient de vraies colonies s'accroissant par bourgeonnement. Mais, de l'aveu de tous, ce bourgeonnement n'est pas démontré. Chacun sait que les Ascidies se

[1] *Vestindiske Ascidiæ simplices*, in *Videnskabelige Meddelelser fra Naturhistorisk Forening i Kjobenhavn*, 1882. — Voir aussi, *Ibid.*, 1884.

[2] J. Goodsir and Forbes, *On Pelonaia a new genus of Ascidian Mollusca*, in *Report of the 10e Meeting of the Brit. Association of the advencement of science* (Glascow, 1840), London, 1841, 2e part., p. 137-139).

[3] *Report on the Tunicata collected during the voyage of H. M. S. Challenger*, etc., part, I; *Ascidiæ simplices*, in *Challenger Report*, vol. VI, 1882.

[4] *Id.; Ascidiæ compositæ*, *Ibid.*, vol. XXIV, 1888.

soudent facilement les unes aux autres. Que la soudure soit plus ou moins intime, que la substance tunicale soit parcourue par un plus ou moins grand nombre de prolongements vasculaires, tout cela est secondaire tant que l'on n'a pas constaté la continuité vasculaire d'un individu à l'autre ou le fait du bourgeonnement. Il est hors de doute que les prolongements vasculaires de la tunique des Ascidies simples sont homologues aux stolons, mais tant qu'ils ne fonctionnent pas comme stolons, l'Ascidie qui les porte reste une Ascidie simple. Jusqu'à plus ample informé, le groupe des Polystyélinées ne saurait donc être accepté sans réserves ni comme famille des Synascidies, ni comme subdivision des Cynthiadées.

Parmi ces Polystyelidæ [*Thilacium* (V. Carus), *Goodsiria* (Cunn.), *Oculinaria* (Gray), *Chorizocormus* (Herdm.), *Polystyela* (Giard), *Synstyela* (Giard)], certains genres paraissent solidement établis, mais d'autres ne nous sont connus que par des diagnoses si incomplètes au point de vue anatomique, qu'il est impossible de savoir s'il ne s'agit pas simplement de formes appartenant à des genres déjà décrits et caractérisées tout au plus spécifiquement par le groupement particulier des individus. Tel est, entre autres, le cas pour les deux genres créés par M. Giard [1]. L'auteur n'a point constaté le bourgeonnement; il n'a point vu les organes génitaux, il trouve la branchie et le tube digestif semblables à ces mêmes organes chez les *Styela*, en sorte qu'il ne reste, comme caractère générique, que la soudure des tuniques, ce qui est peut-être insuffisant.

L'étude attentive des nombreuses Cynthiadées que nous avons recueillies à Roscoff nous a montré que la classification actuellement admise est incomplète en bien des points et fautive en quelques autres.

Ainsi, un nombre de replis branchiaux égal au plus à quatre de chaque côté est considéré comme caractéristique des Styélinées et comme marchant toujours de pair avec les autres traits d'organi-

[1] *Note sur quelques points de l'embryogénie des Ascidies* (*Association française pour l'avancement des sciences*, 3e session, Lille, 1874).

sation de ce groupe : tentacules simples, absence de foie distinct, membrane du raphé dorsal continue, organes génitaux disposés en tubes contournés ou en *polycarpes* (*venia verbo*). Or, nous avons trouvé une forme fort abondante qui offre tous les caractères d'un *Cynthia* (s. str.) : tentacules ramifiés, anse intestinale longue, estomac non renflé, sans replis intérieurs, foie très distinct, glandes génitales lobées, l'une dans l'anse du tube digestif, l'autre en face du côté opposé, raphé dorsal orné de nombreuses languettes, etc., et qui a très nettement quatre méridiens à la branchie de chaque côté comme une *Polycarpa* ou une *Styela*.

Dans une autre Cynthiadée qui rappelle les *Styela* par tous les caractères de la branchie et de l'appareil digestif, nous trouvons une modification remarquable des organes génitaux. De chaque côté du corps se trouvent deux longues glandes en forme de boudins contournés, munies chacune d'un canal excréteur unique et convergeant vers le cloaque. Ces quatre glandes sont exclusivement des ovaires. Les testicules sont formés de nombreux follicules indépendants, allongés, rétrécis à la base, renflés en massue au sommet, implantés sur la paroi du corps et flottants dans la cavité péribranchiale. Ils ressemblent beaucoup à ces vésicules désignées par divers auteurs sous le nom bien mauvais d'*endocarpes*, que l'on trouve communément à la même place chez les *Styela* et les *Polycarpa*, ainsi que dans le genre dont nous parlons et qui n'ont aucune fonction reproductrice. Ils en diffèrent en ce qu'ils sont plus grands, plus renflés, d'un blanc mat et remplis de sperme. Nous n'avons pu leur découvrir aucun orifice naturel, et le sperme que l'on trouve fréquemment épanché et coagulé en flocons épais dans la cavité péribranchiale se continue avec le contenu de ces testicules par une large rupture située au sommet. Cette espèce est armée [1].

Une autre espèce, très voisine de la première et armée comme

[1] Voir de Lacaze-Duthiers et Yves Delage, *les Cynthiadées des côtes de France ; type Cynthia morus* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. CI, séance du 19 octobre 1885).

elle, n'a qu'un ovaire de chaque côté; mais chacun est double, car il possède deux petits oviductes distincts. Les testicules ne ressemblent nullement à ceux de l'espèce précédente; ils forment des masses irrégulières mamelonnées qui paraissent, ici aussi, dépourvues d'orifice excréteur préexistant.

Ces deux formes nous paraissent légitimer la création d'un genre nouveau.

Un autre type intéressant, représenté par deux espèces, montre quelque ressemblance avec le genre *Styelopsis*, de Traustedt. La tunique réfléchie est inerme. La glande génitale très allongée est unique et située du côté opposé au tube digestif, tout près du bord ventral, le long de l'endostyle. Cette glande est constituée par un grand ovaire rouge-brique, muni d'un seul oviducte s'ouvrant à l'extrémité cloacale de la cavité péribranchiale, tout près de l'œsophage. L'ovaire est bordé de chaque côté d'une rangée de follicules testiculaires piriformes, d'un blanc mat, dont les canaux très fins se réunissent par petits groupes et vont s'ouvrir sur le dos de l'ovaire par un petit orifice microscopique. Ces petits pores forment une rangée longitudinale unique régnant sur toute la longueur de l'ovaire; chacun correspond à deux petits groupes de testicules, l'un d'un côté, l'autre de l'autre. Ce type se distingue des Styelopsis par les caractères de la branchie; il n'y a aucun méridien formant un vrai repli que l'on puisse soulever et qui ait un bord libre flottant; on trouve de chaque côté trois ou quatre méridiens imparfaits, simples groupes plus serrés de sinus longitudinaux saillants; le premier méridien dorsal du côté de la glande est le plus accusé; le symétrique du côté opposé l'est un peu moins et, les deux ou trois autres de chaque côté de moins en moins à mesure qu'ils se rapprochent de l'endostyle.

Les vraies *Polycarpa* ont, comme on sait, les organes génitaux nombreux et épars sous la forme de petits mamelons saillants dans la cavité péribranchiale. Chaque mamelon est hermaphrodite et formé de deux parties : 1° un ovaire central ordinairement coloré,

constituant la plus grande partie de la masse, muni d'un oviducte en forme de courte cheminée conique, tourné vers le cloaque; 2° d'une bordure de petits follicules testiculaires d'un blanc mat dont les fins canaux excréteurs se réunissent pour aller s'ouvrir derrière l'oviducte par un petit pore commun à peine saillant.

Il faudrait peut-être séparer de ces *Polycarpa* vraies une forme de grande taille que nous croyons déjà connue, mais qui n'a pas été suffisamment décrite sous le rapport de la constitution des organes reproducteurs. Ces organes, au lieu de former des mamelons séparés, sont comme des boudins demi-cylindriques ramifiés et anastomosés qui rampent sur toute la surface interne de la paroi du corps, à demi engagés dans son épaisseur. Les orifices excréteurs sont toujours associés par deux : un femelle, en forme de petit croissant; un mâle arrondi, situé dans la concavité du précédent. Ces petits orifices sont épars sur la face libre des boudins glandulaires et assez distants les uns des autres. A chacun correspond un certain département glandulaire sans limites extérieures définies. La disposition est la même que si, dans une *Polycarpa* normale, les mamelons s'étaient allongés et soudés les uns aux autres par leurs extrémités, de manière à former des cordons continus. Quant au fait que les cordons génitaux sont plus engagés dans la substance de la paroi du corps que ne sont les glandes des autres Styélinées, il est, selon nous, de peu de valeur.

Toutes les Polycarpées sont inermes, sauf une espèce qui a de fort petits spicules et qui se distingue aussi des autres par la localisation des glandes génitales. Ces organes forment seulement deux rangées parallèles ventrales, l'une à droite, l'autre à gauche de l'endostyle. Ce n'est pas là une *Polycarpa* franche, c'est une forme aberrante et faisant le passage aux types suivants.

Les types auxquels nous faisons allusion sont au nombre de deux. Ils sont inermes. Ils ont l'un et l'autre moins de quatre méridiens à la branchie. On en compte deux à droite et trois à gauche. Ces méridiens ne sont pas de vrais replis; mais, comme dans un des cas pré-

cédents, de simples côtes saillantes formées par un groupe plus serré de sinus longitudinaux.

Dans le premier, les glandes génitales forment deux rangées de petites masses, l'une à droite, l'autre à gauche de l'endostyle. Parmi ces masses, les unes sont mâles, les autres hermaphrodites. Les premières sont formées d'un groupe de petits follicules testiculaires disposés en étoile, au centre duquel s'élève un long et assez gros canal déférent, commun à tous les follicules du groupe et qui flotte librement dans la cavité péribranchiale. Les masses hermaphrodites sont composées d'un groupe testiculaire semblable au précédent, mais muni d'un canal déférent bien plus long et bien plus volumineux, et d'un petit ovaire dans lequel on trouve, outre les ovules jeunes, un seul gros œuf bien développé, prêt à sortir par un gros et court oviducte, muni d'un très large orifice en forme de trompette. Il est possible que ces masses génitales présentent un hermaphroditisme successif.

Dans le second type, les glandes génitales forment deux petits groupes de petites masses sphériques rouges, l'un en haut et à gauche, l'autre en bas et à droite. Au premier abord, ces deux groupes semblent formés des mêmes organes; mais un examen plus attentif montre que le groupe situé du côté du tube digestif est formé exclusivement de testicules et l'autre exclusivement d'ovaires. Il y a là une séparation des glandes assez rare chez les Cynthiadées. Les testicules portent un long canal excréteur filiforme qui se détache du pôle libre ; les ovaires sont munis d'un court et gros oviducte qui part de la base et remonte en se dilatant en forme de trompette.

Il y a dans ces deux dernières espèces des caractères qui rappellent ceux des *Synstiela*. La seconde a la taille, la couleur, l'association en groupes compacts, dont parle M. Giard ; mais les individus ne sont ni déprimés ni pourvus d'orifices sessiles, comme l'indique cet auteur ; ils ne ressemblent nullement à la *Synstiela* figurée par Herdmann, et leurs organes génitaux n'ont rien de commun avec ceux qu'il représente. Les testicules figurés par lui se rapporteraient

plutôt à ceux du premier de nos deux types ; mais les ovaires sont tout à fait différents et les caractères extérieurs de l'animal ne concordent point avec ceux que donne M. Giard. Il est regrettable qu'en créant son genre *Synstiela*, M. Giard n'ait pas donné une caractéristique anatomique suffisante pour qu'on puisse le reconnaître sans hésitation.

Il résulte de ce qui précède que la classification des Cynthiadées doit être remaniée. Les anciennes coupes, les anciennes caractéristiques ne s'appliquent plus aux formes nouvelles que nous avons trouvées ou aux espèces déjà connues, dont nous avons étudié l'organisation avec plus de détail.

Dans l'ancienne diagnose différencielle des Cynthinées et des Styélinées, on ne peut plus faire intervenir le nombre des replis branchiaux, à moins que l'on ne crée une sous-famille pour notre Cynthinée à quatre replis. Les Styélinées ont toujours quatre replis au plus ; mais les Cynthinées peuvent aussi n'en avoir que quatre. La diagnose établie sur la forme simple ou ramifiée des tentacules reste exacte ; mais c'est là un caractère bien secondaire pour une coupe si importante, et il nous semble que la première place doit être donnée à l'appareil digestif, qui est tout aussi caractéristique et qui imprime un facies spécial à l'animal tout entier. Les Cynthinées ont un foie distinct, l'estomac non renflé, sans limites précises, sans côtes fortement saillantes à l'intérieur, sans gouttière stomacale, sans ligament intestino-pylorique livrant passage au conduit excréteur de la glande pylorique ; ce canal excréteur s'ouvre directement sur la paroi du tube digestif ; l'anse digestive, très grande, s'étend presque jusqu'au niveau de l'orifice inspirateur ; elle est formée de deux portions à peu près verticales et parallèles dans une bonne partie de leur étendue. Elles sont toujours fortement armées. Le raphé dorsal est orné de languettes ou d'une lame continue. Chez les Styélinées, au contraire, il n'y a pas de foie distinct ; l'estomac est renflé, nettement séparé de l'œsophage et de l'intestin, pourvu

de côtes intérieures fortement saillantes et d'une gouttière profonde terminée en un cul-de-sac dans lequel débouche le canal excréteur de la glande pylorique, venu là en suivant le ligament intestino-pylorique ; l'anse intestinale, presque transversale, ne s'étend guère au delà du niveau de l'orifice cloacal. Les Styélinées sont ordinairement inermes, parfois légèrement armées. Le raphé dorsal est toujours orné d'une simple lame continue.

Dans les Cynthinées, on a distingué avec raison les *Cynthia* à raphé dorsal orné de languettes, et les *Microcosmus* à raphé dorsal muni d'une lame continue ; il faut ajouter un troisième genre à raphé pourvu de languettes et caractérisé par la présence de quatre méridiens seulement à la branchie.

Dans les Styélinées, où le nombre des genres est déjà assez grand, nous aurons à discuter l'opportunité de la création d'espèces et de genres nouveaux pour quelques-uns des types remarquables dont nous avons seulement indiqué les caractères anatomiques ; mais cela nous entraînerait hors des limites de notre cadre. Nous le réservons pour le grand travail, accompagné de vingt planches coloriées, qui va être publié dans les *Mémoires de l'Académie des sciences*.

EXPLICATION DE LA PLANCHE XXIV.

Lettres communes à toutes les figures.

c, canal collecteur de la glande pylorique formé par la réunion de tous les canaux de la glande et se jetant dans la gouttière stomacale ;
e, épithélium intestinal ;
g, canaux excréteurs de la glande pylorique ;
l, lacunes sanguines ;
o, orifice du canal collecteur dans l'intestin ; *p*, partie terminale de la gouttière stomacale ; *p'*, cul-de-sac terminant cette gouttière ; *s*, cæcumst erminaux de la glande.
Fig. 1 à 7. Genre *Polycarpa*.— Fig. 8 à 11. Genre *Cynthia*.— Fig. 12 à 15. Genre *Styela*.

GENRE POLYCARPA.

Fig. 1. Coupe transversale de l'intestin montrant la forme arquée de la cavité produite par la forte saillie de la côte intestinale et la disposition de diverses parties de la glande pylorique. Sous l'épithélium représenté par un trait noir épais (*e*) se voient, régulièrement rangés côte à côte en couche continue, les cæcums terminaux (*s*) de la glande. Quelques-uns montrent le

commencement du canal excréteur qui lui fait suite. Plus loin, ces canaux perdent leur direction radiaire et se coudent à angle droit pour courir parallèlement à l'axe, ce qui fait qu'on les rencontre en coupe transversale (*g*) (× 16).

Fig. 2. Coupe transversale de la région pylorique de l'estomac un peu au-dessus du point *o* de la figure 1 de la page 522. On voit les replis de la muqueuse stomacale, et, en *p*, la coupe de la gouttière pylorique. Dans le tissu conjonctif qui forme la paroi se voient de nombreuses lacunes sanguines (*l*) et quelques rares tubes glandulaires (*g*) (× 11).

3. Portion de la figure précédente plus grossie, montrant le canal collecteur coupé obliquement avec son épithélium cubique non cilié, se continuant à l'embouchure (*o*) avec l'épithélium cylindrique cilié (*e*) du cæcum pylorique (× 140).

4. Dessin au même grossissement que la figure 2 d'une des coupes suivantes montrant la gouttière pylorique qui s'est séparée de la cavité de l'estomac pour former son cæcum terminal (*p'*), et le canal collecteur (*c*) de la glande pylorique coupé obliquement à son embouchure dans le cæcum *p'* (× 11).

5. Un des canaux excréteurs *g* des figures 1 ou 2 plus grossi pour montrer les caractères de l'épithélium (× 230).

6. Coupe transversale du ligament stomaco-intestinal (*l* dans la figure 1 de la page 522), montrant au centre une lacune sanguine et, à la périphérie, un cercle de canaux excréteurs (*l*) de la glande pylorique, non loin du point où ils vont se réunir pour se jeter, par un tronc unique, dans le cæcum pylorique (× 12).

7. Portion de la figure 1 plus grossie pour montrer l'épithélium intestinal avec ses cellules cylindriques ciliées, et, dans le tissu conjonctif rare sous-jacent, les cæcums terminaux (*s*) de la glande pylorique, coupés suivant leur axe, rangés régulièrement côte à côte en couche continue. On voit leur disposition radiaire, leur épithélium large et bas non cilié, et les canaux excréteurs (*g*) qui leur font suite avec leur lumière presque entièrement effacée, tant leur finesse est grande, par l'épithélium qui les revêt intérieurement (× 370).

GENRE CYNTHIA.

Fig. 8. Point d'abouchement du canal excréteur de la glande pylorique dans le tube digestif (× 160).

Cette figure est une portion plus grossie de la coupe d'ensemble que représente la figure 10. On y voit les caractères différents de l'épithélium intestinal (*e*) cylindrique élevé et de celui du canal excréteur cylindrique, mais plus bas.

Les figures 8', 8'' et 8''' nous montrent au même grossissement que dans la figure 10 (40 diamètres) comment se comporte le canal, quelques coupes plus bas. En 8', on le voit se détacher de la paroi ; en 8'', il s'en éloigne et se détourne de manière à se montrer en coupe transversale ; en 8''', on le voit coupé de nouveau en long et s'écartant de l'épithélium intestinal pour se ramifier dans l'épaisseur de la paroi.

Fig. 9. Portion grossie d'une coupe transversale de l'intestin au niveau du coude que forme l'anse ascendante avec l'anse descendante. On y voit, appuyés contre l'épithélium intestinal (*e*), les culs-de-sac terminaux (*s*) de la glande pylorique. Ces culs-de-sac se continuent avec de longs et très fins canaux excréteurs que l'on retrouve plus bas en coupe transversale (*g*). Plus bas encore (plus près de la périphérie) se trouvent les coupes de canaux collecteurs plus gros (*g*, celui du bas) (× 160).

10. Coupe transversale de la région pylorique passant par l'embouchure du canal excréteur (point o de la figure 3 de la page 523). L'épithélium intestinal (*e*), représenté par une ligne noire épaisse, se continue avec celui du canal excréteur (*c*) coupé obliquement. Dans l'épaisseur de la paroi intestinale, au milieu du tissu conjonctif représenté par une teinte plate, parsemée de points noirs qui sont les noyaux, on voit de nombreuses lacunes sanguines (*l*), les canaux excréteurs de la glande (*g*) en coupes transversales et obliques et quelques culs-de-sac terminaux (*s*). La coupe montre le mésentère et une portion de la paroi du corps avec quelques muscles (×40).

11. Un cul-de-sac terminal de la figure 9 grossi pour montrer la forme et les caractères de son épithélium (× 225).

GENRE STYELA.

Fig. 12. Coupe transversale de l'intestin et de l'estomac passant par le cul-de-sac qui termine la gouttière stomacale (la coupe passe horizontalement entre les points *o* et *l* de la figure 2 de la page 522). L'estomac montre en coupe les replis que forme la muqueuse. A droite, un de ces replis (*p*) se distingue des autres par sa forme plus carrée et par sa situation dans le ligament stomaco-intestinal. C'est la coupe de la partie terminale de la gouttière stomacale. Au-dessus et à droite se voit la coupe du canal collecteur de la glande pylorique. Ce canal, en raison de ses sinuosités, a été coupé d'abord transversalement, puis obliquement, puis presque parallèlement à son axe. On le voit se diviser en deux branches, une pour la face concave, une pour la face convexe de l'intestin. L'intestin se montre aplati, sa lumière courbée en demi-cercle par suite de la saillie que forme la côte intestinale. Le centre de la côte intestinale est occupé par une lacune sanguine (*l*). Partout, dans l'épaisseur de la paroi, au sein du tissu conjonctif, se montrent les canaux excréteurs (*g*) de la glande. Au contact de l'épithélium, les culs-de-sac terminaux de la glande (*s*), régulièrement rangés côte à côte, forment une couche continue (× 50).

13. Portion plus grossie d'une coupe voisine montrant le canal (*c*) qui s'est rapproché de la gouttière stomacale (× 105).

14. Portion d'une coupe voisine au point même où le canal collecteur (*c*) se jette non au fond, mais sur un point de la paroi latérale de la gouttière stomacale (× 105).

15. Partie de la coupe de la figure 12 comprenant une portion de l'épithélium intestinal avec les culs-de-sac terminaux de la glande pylorique (*s*). L'un d'eux se continue avec son canal excréteur (*g*). Comparer avec les figures 7 et 9 (× 450).

RECHERCHES

SUR

LES HOLOTHURIES DES COTES DE FRANCE

PAR

EDGARD HÉROUARD.

Préparateur à la Faculté des sciences de Paris.

INTRODUCTION.

Depuis que Pierre Belon[1], en l'an 1553, indiqua l'existence de l'*Holothuria tubulosa*, en la désignant dans son langage pittoresque sous le nom de *Genitale marinum*, le champ que cet illustre compatriote avait ouvert aux investigations des chercheurs n'a été exploité, en France, que par un bien petit nombre de zoologistes; depuis le travail de M. de Quatrefages sur la *Synapta inhærens*, qui date de 1842, nous ne comptons qu'un essai de M. Baudelot[2] sur le système nerveux, et, au point de vue histologique, un travail de M. Jourdan[3].

En Allemagne, au contraire, nombreux sont les chercheurs qui ont exploité ce sujet, tant au point de vue anatomique qu'histologique, depuis les travaux célèbres de Tiedemann[4], que l'Institut

[1] Bellonius Petrus, *De Aquatilibus*, lib. II, Paris, 1553.

[2] Baudelot, *Étude générale sur le système nerveux des Échinodermes* (*Archives de zoologie expérimentale*, 1872).

[3] Jourdan (Ét.), *Recherches sur l'histologie des Holothuries* (*Annales du Musée d'histoire naturelle de Marseille*, 1883).

[4] Tiedemann, *Anatomie der Rohren Holothuries, des pomeranzenfarbigen Sessterns und Stein-seeigels*, 10 tafeln. Landshut, 1816.

de France a jugés dignes d'être couronnés ; mais la plupart de ces travaux ont trait surtout aux Aspidochirotes et aux Synaptes, et ce qui a rapport aux Dendrochirotes n'y a été le plus souvent qu'effleuré.

Par contre, les auteurs qui se sont occupés de la description d'espèces nouvelles se comptent par centaines, ce qu'explique la difficulté que présente la détermination de ces animaux. Leur diagnose, basée le plus souvent sur la forme et l'aspect extérieurs exclusivement, est, en effet, tout à fait insuffisante par suite de leur grande contractilité, et si grande est la contractilité chez les Holothuries, qu'un même animal observé étendu et contracté présente deux aspects entièrement différents. La couleur de la robe est elle-même d'un faible secours ; nous voyons, par exemple, la *Cucumaria Kirschbergii*, décrite par Heller dans *l'Adriatique*, présenter dans cette localité une couleur d'un brun grisâtre, tandis qu'à Banyuls, cette espèce, quej'ai trouvée en assez grande abondance sur les fonds vaseux de la baie, a changé cette parure trop sombre en une robe du plus beau rouge.

Aussi, la synonymie des espèces s'est-elle accrue jusqu'au jour où les auteurs ont employé, comme critérium principal de la détermination, la forme des parties solides, qui, elle, pour les animaux adultes, n'est soumise, pour une même espèce, qu'à de légères variations.

Cette difficulté dans la détermination est assurément une cause de l'abandon auquel l'étude anatomique de cette classe, qui présente cependant tant d'intérêt, semble être vouée ; mais elle n'est pas la seule. Il faut compter, comme une des raisons principales, l'impossibilité d'obtenir certains d'entre ces animaux dans un état de conservation suffisant pour l'étude. Les Aspidochirotes, qui, en raison de leurs grandes dimensions, se prêteraient le plus facilement à l'étude anatomique, possèdent le fâcheux pouvoir d'expulser par l'anus la presque totalité des organes contenus dans leur cavité générale, et cela au moindre contact inaccoutumé. Il arrive souvent

que cette expulsion ayant lieu dans le filet même qui sert à les capturer, ils n'arrivent entre les mains des zoologistes que sous forme de sacs absolument vides. Les Synaptes présentent un inconvénient d'un autre ordre; elles s'autotomisent transversalement en un point quelconque de la longueur du corps.

Les Cucumaria seules consentent à vivre dans les aquariums à eau courante; mais la contractilité de la paroi du corps est telle, chez ces animaux, qu'il est souvent difficile d'obtenir des exemplaires en état d'extension suffisant pour l'étude. J'ai trouvé dernièrement un moyen de fixation devant lequel tombe cette difficulté, et qui, s'il m'avait été connu au début de mes recherches, m'aurait épargné bien des ennuis. Ce moyen consiste à saisir l'Holothurie en lui fermant l'anus avec des pinces, de façon à l'empêcher de se contracter et à la plonger dans une solution de chloral à 1 pour 100, portée à une température de 40 degrés centigrades.

Si nous ajoutons à toutes ces particularités que les organes internes sont d'une très grande délicatesse, nous comprendrons que toutes ces difficultés matérielles aient rebuté bien des chercheurs. Telles sont, sans doute, les principales causes qui ont fait délaisser la classe des Holothuries pendant si longtemps.

Par suite de l'établissement des laboratoires sur les bords de la Méditerranée et de l'Océan, il est à présent permis d'aborder des recherches qu'il eût été jadis impossible de faire sans être taxé de témérité. Mon illustre maître, M. H. de Lacaze-Duthiers, ayant bien voulu m'admettre dans ses laboratoires de Banyuls et de Roscoff, et m'ayant donné ainsi toutes les facilités pour me procurer les animaux nécessaires à une étude de ce genre, je n'ai pas cru devoir me ranger à l'opinion de certains auteurs allemands qui jugent que les travaux anatomiques sur les Holothuries sont maintenant suffisants. Pour se convaincre du contraire; pour voir, en un mot, tout le vague qui règne encore sur certaines parties de l'anatomie, soit que les descriptions aient été incomplètes, soit que l'étude n'en ait pas été suffisamment approfondie, point

n'est besoin d'apporter à l'étude des travaux qui ont été écrits sur cette question une bien grande exigence.

Ces raisons, jointes à l'intérêt que présente la classe des Holothuries au point de vue phylogénétique, m'ont déterminé à entreprendre quelques recherches sur ce sujet. C'est le résultat de ces recherches que je vais exposer dans ce travail.

MŒURS. — HABITAT.

Les Holothuries sont des animaux essentiellement marins, universellement répandus dans les mers et se rencontrant depuis le niveau de l'eau jusqu'aux plus grandes profondeurs.

Celles des grands fonds appartiennent pour la plupart à un ordre spécial, l'ordre des Élasipodes, qui est considéré, dans la classification, comme tenant le milieu entre l'ordre des Pedata et celui des Apoda, dont les représentants sont abondamment répandus à des profondeurs facilement accessibles aux moyens ordinaires de recherches. Les Élasipodes présentent, d'après ce qu'on en peut juger par ce que l'on en connaît, une organisation remarquable ; mais ce sont là morceaux de rois, qu'il n'appartient pas à tous de pouvoir se procurer ; aussi restreindrons-nous nos études pour cette raison majeure aux ordres contenant des animaux accessibles à tous, en faisant des vœux pour que ceux des privilégiés de la science qui sont en possession de telles raretés, nous fassent bientôt connaître le résultat de leurs intéressantes recherches. D'ailleurs, j'espère, si j'arrive au but que je me propose d'atteindre, montrer que les plus vulgaires des Holothuries ne sont pas dépourvues d'intérêt.

Si on se basait uniquement sur le genre de vie, on pourrait en quelque sorte diviser celles des Holothuries dont nous allons nous occuper, en errantes, aberrantes et sédentaires, divisions qui correspondraient à peu près respectivement à celles plus scientifiques de Aspidochirotes, Dendrochirotes et Apoda.

Les Stichopus et les Holothuria se déplacent en effet avec assez

de rapidité; elles semblent glisser à la surface du sol, et les tentacules et les tubes ambulacraires du trivium servent seules à cette locomotion. On les rencontre à des profondeurs variables; l'*Holothuria tubulosa*, par exemple, se tient parfois si près de la surface de l'eau, que, dans la Méditerranée, où le phénomène des marées est à peine appréciable, on peut cependant souvent les prendre à la main sous les pierres submergées du rivage ; mais ce sont surtout dans ce cas les anses abritées des vents du large qui offriront aux chercheurs les plus abondantes récoltes.

A des profondeurs de 10 mètres à 30 mètres, dans la baie de Banyuls, on trouve par place de véritables bancs de *Stichopus regalis* vivant là en compagnie d'Holothuria et de Cucumaria diverses. Dans cette localité, les Aspidochirotes se rencontrent en bien plus grande abondance qu'à Roscoff où ils sont rares.

Les Ocnus, Cucumaria et Thyone qui appartiennent à la famille des Dendrochirotes, ne se déplacent que lentement et puisant dans l'eau ambiante, à l'aide de leurs tentacules, les particules nutritives destinées à leur subsistance; ils ne sont pas soumis aux mêmes nécessités ambulatoires que les Aspirochirotes ; aussi demeurent-ils parfois assez longtemps au même endroit. Nous voyons, par exemple, les espèces qui vivent sur les rives de l'Océan, où elles sont soumises au phénomène des marées, s'insinuer entre les fentes des rochers, au milieu de la vase qui y est contenue, et le panache tentaculaire seul vient se développer à l'extérieur. On les trouve à des profondeurs variables.

Les Synaptes ont le corps entièrement enfoncé dans le sable, la couronne tentaculaire venant seule s'épanouir à fleur du sol. Aussi est-ce surtout sur les rivages sableux de l'Océan, dans les parties découvrant à mer basse, que ces animaux se rencontrent.

La diversité que ces animaux présentent dans leur genre de vie, fait prévoir que les procédés qu'on doit employer pour s'en emparer sont variables, suivant les espèces qu'on désire se procurer.

Dans les laboratoires de Roscoff et de Banyuls, on trouve tous les engins de pêche nécessaires et des marins exercés qui, conduits par les patrons, MM. Marty et Bonafos, auxquels j'adresse ici tous mes remerciements pour le zèle qu'ils ont déployé pour me procurer des animaux au delà de mes désirs, connaissent le secret des abondantes récoltes. Dans la Méditerranée, la pêche au chalut est de beaucoup la plus fructueuse. On a peine à se figurer la quantité innombrable d'Holothuries de diverses espèces ramenées par cet engin du travers de la base de Banyuls. Les *Sticopus regalis*, les *Cucumaria Planci* et les *Holothuria tubulosa* forment la presque totalité des espèces qu'on y trouve par cette méthode; mais il faut cependant aussi compter avec elles des espèces moins communes, telles que des *Cucumaria Kirschsbergii*, des *Thyone aurantiaca*, et de plus la *Semperia Baroisii*, qui n'avait jamais été trouvée qu'une seule fois à Concarneau.

L'emploi de la drague et du faubert donnera des résultats heureux, tant à Roscoff qu'à Banyuls. Avec la drague, on trouvera les Synaptes et les Thyones qui vivent enfoncées dans le sable et dans les algues calcaires, qu'on ramènera à l'aide de ces deux instruments; on pourra se procurer des Ocnus qui s'y trouvent parfois en fort grand nombre.

Enfin, dans l'Océan, où on bénéficie du phénomène des marées, le plus sûr moyen est de s'armer d'une solide pince en fer et d'aller explorer les fentes des rochers à marée basse. C'est ainsi qu'à Roscoff, avec l'aide du patron, M. Marty, j'ai pu me procurer un bon nombre d'exemplaires intéressants.

Quant aux Synaptes, on pourra, en explorant les plages sablonneuses à l'aide de la bêche, en faire une ample moisson.

Il est superflu d'ajouter que le scaphandre peut être d'un grand secours pour la recherche de ces animaux qui, étant privés d'un moyen de locomotion rapide pour la fuite, se laissent facilement prendre à la main.

Un fait intéressant qui mérite d'être noté : c'est que l'époque pa-

raît avoir, pour la capture de certaines espèces, une influence capitale. Toutes les *Thyone aurantiaca* qui ont été prises à Banyuls pendant plusieurs années de suite, ont toujours été ramenées à l'aide du chalut dans les premiers jours du mois de mars de chaque année. Doit-on voir là un simple effet du hasard, ou penser que ces animaux qui vivent ordinairement enfoncés dans la vase en sortent à cette époque pour accomplir des fonctions particulières? Ces animaux présentant une papille génitale très développée, en forme de pénis, ne s'accoupleraient-ils pas?

Les Holothuries des côtes de France paraissent être en butte aux attaques de peu d'ennemis; leurs téguments coriaces semblent être un sûr garant de leur tranquillité. En revanche, un grand nombre d'animaux divers viennent chercher, soit dans la cavité des organes, soit dans l'épaisseur de la paroi du corps, un abri protecteur. C'est ainsi qu'on rencontre des Poissons vivant dans l'organe arborescent des Holothuria et des Stichopus; des Mollusques (Entoconcha); des Crustacés logés dans le tissu conjonctif de la paroi du corps, et dont certains se sont développés dans cette paroi même; des Annélides qui se faufilent entre les tubes ambulacraires, surtout chez les *Thyone;* des Nématodes dans la cavité générale et des Protozoaires en abondance. Cependant des animaux qui s'accomodent de mets peu délicats, comme certains Crustacés par exemple, sont à redouter pour les Holothuries. Quand celles-ci vivent dans un milieu qui n'est pas approprié à leur genre de vie habituelle, le tissu conjonctif de la paroi du corps tombe en dégénérescence, se désagrège, et les Crustacés se nourrissent de ses débris. C'est ainsi que des Pagures tenus en captivité en compagnie de *Stichopus* finissent par dévorer la surface dorsale de ceux-ci.

Les Holothuries sont, en effet, des animaux passifs très mal armés pour la défense, car ce rôle qu'on avait attribué aux organes de Cuvier ne leur appartient pas, comme nous le verrons à propos de ces organes, et d'ailleurs ils n'existent que chez un très petit nombre d'espèces.

Pour qui a visité l'aquarium de Banyuls, point n'est besoin de signaler avec quelle vitalité certaines espèces, les *Cucumaria Planci* par exemple, peuvent être conservées en captivité. C'est merveilleux, en effet, de voir ces animaux qui, contractés, ont l'aspect d'une masse presque informe et de couleur terreuse, étaler un superbe panache de tentacules ne le cédant en rien, par sa gracieuseté et sa légèreté, à ceux qu'on rencontre chez les Annélides. Quand parfois un de ces panaches se trouve dans la direction du jet servant au renouvellement de l'eau du bac, on croirait voir un arbre aux délicates ramifications se laissant bercer par la brise.

Les *Cucumaria* et les *C. Planci* en particulier semblent être les seules qui consentent à supporter ce genre de vie. Cependant celles-ci vivent à des profondeurs souvent plus considérables que les *Holothuria*, qui, elles, vivent et se rencontrent souvent au niveau de l'eau ; mais ce fait n'a plus lieu de nous étonner depuis que MM. les docteurs Joubin et Prouho nous ont fait connaître que la *Cranie* et le *Dorocidaris papillata*, qui vivent normalement à des profondeurs de 100 mètres, se contentent parfaitement d'une colonne d'eau de quelques centimètres de hauteur. L'élevage des animaux en captivité, dans des conditions anormales, offrirait certainement des surprises à celui qui voudrait s'y adonner.

J'ai vu, par exemple, à la Sorbonne, le gardien du laboratoire, M. Joseph Jezequel, dont le zèle est connu de tous, conserver des *Cerianthes*, des *Actinies*, des *Amphioxus* et d'autres animaux, pendant de longs mois, dans un bocal d'eau de mer non renouvelée. Peut-être doit-on voir aussi une explication de la résistance des *Cucumaria* à la captivité dans la ténacité de leur tégument. Chez les autres genres, le tégument est, il est vrai, parfois beaucoup plus épais (*Holothuria*, *Stichopus*), mais il n'offre jamais la ténacité de celui des *Cucumaria ;* parfois même il est gélatineux, comme cela se trouve chez les espèces comestibles (Trépang), mais ces dernières n'existent pas sur nos côtes, elles appartiennent à la mer de Chine où elles sont hautement

appréciées pour les propriétés aphrodisiaques qu'on leur attribue.

Sur nos côtes, jamais je n'ai ouï dire que l'homme se servît d'aucun de ces animaux comme d'aliments; cependant Delle-Chiaje rapporte qu'en Italie, les pêcheurs pauvres se nourrissent des muscles de l'*Holothuria tubulosa.* A Banyuls, les pêcheurs n'emploient ces muscles que comme amorce pour la pêche de la dorade.

Tout le monde sait combien sont appréciés, par les gourmets, les Oursins sur les côtes de la Méditerranée. Les organes génitaux du *Toxopneustes lividus* constituent en effet un met savoureux; j'ai voulu m'assurer si ceux des Holothuries ne jouiraient pas de propriétés semblables. Je me suis adressé pour cela au *Cucumaria Planci,* et j'ai constaté que les organes génitaux de ces animaux ne laissent rien à envier comme goût à ceux des Toxopneustes. Peut-être y aurait-il là, pour le pêcheur, un enseignement utile. Tandis que les Oursins ne peuvent se prendre que par un temps calme, alors que la surface de l'eau, peu agitée, permet à l'œil de sonder la profondeur ou nécessite une pêche spéciale, les Holothuries constituent actuellement, dans la pêche quotidienne, un élément de rebut qui, trouvant acheteur, serait pour le pêcheur un bénéfice inattendu.

EXTÉRIEUR. — TÉGUMENTS.

Les Holothuries des côtes de France présentent en général une couleur terne ; on en rencontre cependant qui sont revêtues de couleurs vives, comme, par exemple, la *Cucumaria Kirschsbergii*, de Banyuls, et le *Colochirus Lacazii*, de Roscoff, qui présentent, la première, une couleur rouge cru, et la seconde, une blancheur de lait. Quant à la forme du corps, elle varie d'une façon notable pour un même individu, suivant que les tentacules sont développés ou non, et aussi suivant l'état de contraction de l'animal ; mais,

en général, elle est cylindrique, plus ou moins atténuée vers ses extrémités.

Dans les descriptions qui vont suivre, nous supposerons toujours que l'axe du corps est placé verticalement la bouche en haut et la face ventrale en avant.

Si nous considérons un *Colochirus Lacazii* ayant les tentacules développés, nous voyons que l'extrémité supérieure du corps présente un aspect différent de l'extrémité inférieure, qui, elle, possède une étendue beaucoup plus considérable. Celle-ci occupe, en effet, la presque totalité de la surface ; elle est de couleur blanche, présentant cinq bandes de tubes ambulacraires, tandis que l'extrémité supérieure est noire ou jaunâtre, complètement dépourvue de tubes et la peau en est plus délicate ; on a donné à cette dernière partie, en raison de la position qu'elle occupe, le nom d'*aire tentaculaire*. Lorsque l'animal rentre ses tentacules, cette partie disparaît entièrement à l'intérieur du corps, ce qui explique le nom de *trompe* qui lui a été donné quelquefois, et le nom de *lèvre externe*, par lequel Cuvier désignait son bord inférieur, qui, quand l'animal se contracte, occupe le pourtour de l'orifice supérieur du tube digestif.

Entre les tentacules, qui sont au nombre de dix, disposés en cercle à l'extrémité supérieure du corps, se trouve la bouche, occupant le centre de l'aire tentaculaire, tandis que l'anus est situé à l'extrémité inférieure. Le corps présente une surface dorsale et une surface ventrale très apparente, permettant de déterminer facilement le plan de symétrie bilatéral. L'orifice génital est placé entre les deux tentacules dorsaux, situé par conséquent dans l'aire ambulacraire et disparaissant quand l'animal, en se contractant, détermine l'invagination de celle-ci.

Les téguments (pl. XXVIII, fig. 1) offrent un assez grand intérêt, en ce qu'ils contiennent, dans leur épaisseur, les organes les plus compliqués qui se rencontrent chez ces animaux, et qui, quoique ayant été déjà le sujet de bien des recherches, ne sont encore, de nos jours, qu'imparfaitement connus.

M. de Quatrefages[1], dans l'étude qu'il fit de la *Synapta inhærens*, ut un des premiers qui donna des indications suffisamment précises sur la succession des différentes couches qui composent la paroi du corps, indications auxquelles celles des auteurs qui suivirent se rattachent pour la plupart. Il indiqua les couches suivantes en allant de dehors en dedans : épiderme, derme, tissu conjonctif élastique, muscles transversaux, muscles longitudinaux, épithélium interne.

Il fut ainsi amené à comparer l'ensemble des couches qui succèdent au derme à l'ensemble des muscles et du squelette des animaux supérieurs ; en un mot, à désigner l'ensemble de ces couches, comme constituant essentiellement le corps de la Synapte.

Dans la paroi du *Colochirus Lacazii*, on distingue trois zones principales : 1° une zone externe comprenant de dehors en dedans une cuticule, un épithélium (pl. XXVIII, fig. 1, *c*), et une couche conjonctive puissante (*j*) ; 2° une zone moyenne formée de tissu conjonctif gélatineux, contenant une quantité considérable d'éléments cellulaires (*u*), et dont la région profonde, par suite des éléments nerveux qui y sont contenus, peut être regardée comme une couche nerveuse ; 3° une zone interne comprenant des fibres musculaires circulaires (*m'*), cinq bandes musculaires longitudinales (*m*) au niveau des ambulacres, et enfin l'endothélium.

Zone externe. — Ainsi que l'indique M. Jourdan[2], dans son intéressant travail sur l'histologie des Holothuries, et comme l'avaient signalé Leydig[3], Selenka[4] et Semper[5], il existe à la surface du corps une cuticule (*Structurloses Häutchen*), mince et transparente, qui, au niveau des orifices, se continue directement avec celle du tube

[1] De Quatrefages, *Mémoire sur la Synapte de Duvernoy* (*Annales des sciences naturelles*, 2e série, vol. XVII, 1842, p. 19-93, pl. II-V).

[2] Jourdan, *loc. cit.*

[3] Leydig (Fr.), *Anatomische Notizen über Synapta digitata* (*Mull. Archiv*, 1852. p. 507-520, pl. XIII, fig. 4-11).

[4] Selenka (E.), *Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien*, in *Zeits. f. Wiss. Zool.*, Bd XVII, 1867.

[5] Semper, *Reisen im Archipel der Philippinen* (*Zweiter Theil, Erster Band. Holothurien.* Wiesbaden, 1868).

digestif. Il est facile de la détacher en fixant l'animal étendu et en le laissant quelques jours dans la liqueur de Muller. Examinée au microscope, elle ne présente pas de structure apparente ; mais elle est criblée de points noirs, qui représentent sans doute les pores de sortie pour la sécrétion des cellules glandulaires sous-jacentes.

Les noyaux de l'épithélium, qui vient ensuite, paraissent sur les coupes comme empilés les uns sur les autres, et la dissociation est seule capable de faire comprendre la forme des cellules auxquelles ils appartiennent. En opérant ainsi, nous les trouvons entremêlés à des cellules en forme de poires, dont la queue, tournée du côté externe, aboutit à la périphérie du tégument (pl. XXV, fig. 3, *a*, *b*; fig. 4, *a*, *b*). Par suite de la longueur variable de la partie effilée de ces cellules, les noyaux, qui sont toujours situés dans la partie renflée, sont placés plus ou moins profondément et semblent ainsi appartenir à des cellules formant un épithélium stratifié ; mais ce n'est là qu'une simple apparence. Cet épithélium présente immédiatement sous la cuticule une partie claire et granuleuse, dans laquelle sont situés les corpuscules calcaires superficiels (Bindekorper), et non pas, comme on l'a prétendu, dans la couche conjonctive sous-jacente. Les cellules épithéliales contiennent des granules pigmentaires qui contribuent à donner à l'animal la couleur qu'il présente. Dans l'espèce qui nous occupe, les cellules épidermiques sont entremêlées à un grand nombre de cellules glandulaires groupées d'une façon particulière. Ces cellules glandulaires ne sont pas répandues uniformément ; elles sont séparées en îlots par des travées conjonctives, et, dans une coupe transversale de la paroi, ces îlots semblent contenus dans des sortes de loges creusées dans le tissu conjonctif sous-jacent (pl. XXVIII, fig. 1, *c*). A quoi sont destinées ces loges ? Ont-elles un rôle dans la sécrétion des cellules glandulaires ? La chose est probable ; mais des expériences sur la physiologie de ces organes seraient nécessaires pour élucider cette question.

Derme. — Le tissu conjonctif, qui vient ensuite, présente un développement considérable. C'est à lui qu'est due la presque totalité

de l'épaisseur de la paroi ; aussi la plupart des auteurs ont-ils cherché à se rendre un compte exact de sa constitution ; mais son étude n'est pas plus aisée chez les Holothuries que chez les animaux supérieurs, et il suffit de se rappeler à quelles attaques ont été en butte les idées de Kölliker et de Virchow sur le tissu conjonctif de ces derniers animaux, pour comprendre combien sont difficiles ces observations ; aussi a-t-on été longtemps à connaître la structure exacte de celui qui nous occupe. Les recherches de Jourdan [1] et d'Hamann [2], sans exclure celles de Baur [3], Semper et Teuscher, nous ont particulièrement renseignés à ce sujet.

Dans les téguments du *Colochirus Lacazii*, nous trouvons plusieurs des formes du tissu conjonctif. Au-dessous de l'épiderme, nous voyons un tissu aréolaire, qui n'est pas du tissu conjonctif réticulé, comme on pourrait le croire tout d'abord, mais bien du tissu conjonctif fibrillaire (pl. XXVIII, fig. 1). Ce sont les corpuscules calcaires, qui, situés là, maintiennent écartées les fibres conjonctives et changent ainsi l'aspect qu'offre d'ordinaire ce tissu ; aussi le voyons-nous se rapprocher de plus en plus de sa forme typique en nous éloignant de l'épiderme, c'est-à-dire à mesure que les corpuscules calcaires diminuent en nombre, et bientôt, quand ces corpuscules ont complètement disparu, nous trouvons ce tissu formé de fibres conjonctives ondulées (pl. XXVIII, fig. 1, *j*), disposées parallèlement les unes aux autres, présentant l'aspect du tissu conjonctif fibrillaire.

Zone moyenne. — La zone moyenne pourrait être à la rigueur réunie à la précédente (pl. XXVIII, fig. 1, *u*). Elle est constituée par un tissu conjonctif très lâche, dans lequel abondent les éléments cellulaires appelés, par Teuscher [4], *Zerstreutzellen*, et, par Hamann [5],

[1] JOURDAN, *loc. cit.*

[2] HAMANN (O.), *Beiträge zur Histologie der Echinodermen* (*Zeits. f. Wiss. Zool.*, t. XXXIX, 1883), et *Beiträge zur Histologie der Echinodermen*, Heft 1 ; *Die Holothurien*, Iéna, 1884.

[3] BAUR (A.), *Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata*, 1864.

[4] TEUSCHER (R.), *Beiträge zur Anatomie der Echinodermen*, in *Jenaische Zeits. f. Naturw.*, Bd X, 1876.

[5] HAMANN, *loc. cit.*

Plasmawanderzellen. Cette zone appartient en réalité au système lacunaire, comme nous le verrons en étudiant celui-ci, et en contient les éléments. Les cellules parsemées, comme les appelait Teuscher, se rencontrent aussi dans la substance conjonctive de la zone externe, mais elles y sont beaucoup plus rares.

Dans la région profonde de la zone moyenne, nous trouvons les fibres conjonctives plus nombreuses, entremêlées avec une quantité de filets, nerveux au dire des auteurs, dont l'ensemble forme ce que nous avons appelé la *couche nerveuse.*

On trouve dans la zone externe et dans la zone moyenne une quantité de granulations pigmentaires, qui, ainsi que l'a indiqué M. Jourdan, sont souvent disposées en file le long du trajet des filets nerveux. Ces granulations proviennent de la destruction des cellules parsemées arrivées à leur fin. La disposition de ces granulations en files résulte tout simplement d'une action mécanique ; les contractions de la paroi déplacent ces granulations dans les lacunes du tissu conjonctif jusqu'à ce qu'elles se trouvent dans une position stable. Aussi les trouvons-nous disposées le long des troncs et filets nerveux, là où les contractions ont le moins d'effet.

Zone interne. — Elle est formée d'éléments musculaires, les uns transversaux, les autres longitudinaux du côté interne par rapport aux précédents. Tandis que les premiers se rencontrent sur toute la paroi du corps, sauf au niveau des ambulacres, ceux-ci n'existent qu'au niveau des ambulacres, où ils forment cinq cordons saillants sur la face interne de la paroi. Chez les *Holothuria,* ces cordons sont formés chacun de deux faisceaux parallèles, symétriques par rapport au plan radial ; mais, dans l'espèce qui nous occupe, et chez les Dendrochirotes en général, ces faisceaux se sont accolés pour n'en plus faire qu'un seul.

Les caractères histologiques de la fibre musculaire ont été donnés par MM. Jourdan et Hamann. Ajoutons que, sur des coupes colorées au carmin, le vert de méthyle peut servir à différencier avec la plus

grande netteté le tissu conjonctif du tissu musculaire. Celui-ci reste coloré en rouge vif, tandis que celui-là se teint en violet.

La disposition des fibres musculaires est intéressante ; elles sont, pour ainsi dire dissociées ; le tissu conjonctif forme de longs cylindres, à la face interne desquels les fibres musculaires sont accolées séparément et parallèlement les unes aux autres.

La face interne de la zone interne est recouverte par l'endothélium de la cavité générale.

Nous voyons donc que les divisions données par M. de Quatrefages sont exactes dans leur ensemble. La zone moyenne seule avait été mal interprétée ; elle avait été prise par lui pour du tissu fibreux élastique ; mais, on ne s'en étonnera pas, si l'on songe qu'actuellement encore on discute sur la nature des éléments conjonctifs des Échinodermes, malgré les nombreux travaux qui ont été écrits sur cette question depuis l'époque où parut le travail sur la Synapte.

Depuis que Valentin et Leydig[1] (p. 310) indiquèrent la ressemblance entre le tissu conjonctif des Échinodermes et celui des Vertébrés, les opinions ont souvent varié.

MM. Jourdan[2] et Hamann[3] sont les derniers auteurs qui aient donné leur avis en ce qui concerne les Holothuries. Le premier ne se prononce qu'après une certaine hésitation (p. 13). « L'étude à l'aide des coupes et des dissociations, dit-il, nous autorise cependant à admettre que le tissu conjonctif des Holothuries possède une structure semblable à celui des Vertébrés. » Mais plus loin (p. 55), il reconnaît que « ce tissu conjonctif, qui correspond évidemment à un derme, offre des particularités histochimiques propres au groupe tout entier, permettant de le considérer comme sensiblement différent du tissu conjonctif des animaux supérieurs. » Malgré ces restrictions, M. Jourdan écarte toute idée de tissu élastique. « La na-

[1] Leydig, *loc. cit.*

[2] Jourdan, *loc. cit.*

[3] Hamann, *loc. cit.*

ture fibreuse des éléments que nous venons de décrire, dit-il (p. 13), ne saurait être considérée comme douteuse. »

Hamann, dans le travail qui parut la même année, pose cette question, à laquelle il répond négativement : « A-t-on réellement le droit, chez les Échinodermes, de parler d'un tissu conjonctif qui représente morphologiquement celui des Vertébrés? »

En réalité, le tissu élastique ne se rencontre pas chez les Holothuries. On trouve chez ces animaux un tissu anatomiquement et physiologiquement semblable au tissu conjonctif des Vertébrés ; mais qui en diffère, comme l'a montré M. Jourdan, par ses caractères histochimiques.

Ce qu'il faut surtout noter dans le court exposé que nous venons de donner du tégument des Holothuries, est l'existence et la constitution de la zone moyenne, sur laquelle nous aurons à revenir à propos du système lacunaire. Il est d'ailleurs facile de mettre cette zone en évidence en se servant simplement du scalpel. Si nous menons, en effet, une incision longitudinale dans un interradius, de façon à n'intéresser que la zone externe, il nous sera facile de soumettre l'animal à une sorte de décortication en soulevant les bords de la section ainsi faite, car la zone externe adhérant faiblement à la zone moyenne par suite de la structure de celle-ci, s'en détache facilement. On peut, en agissant ainsi et avec précaution, décortiquer entièrement l'animal et s'assurer que la zone moyenne existe sur toute la surface du corps, y compris celle des tubes ambulacraires et des tentacules, et s'assurer que la zone externe n'adhère à l'interne qu'au niveau des ventouses et des orifices.

Nous n'indiquerons les homologies de ces différentes couches avec celles des téguments des autres Échinodermes que quand l'étude des organes radiaux nous aura donné une base solide sur laquelle nous pourrons asseoir nos déductions.

CORPUSCULES CALCAIRES[1].

Si, après avoir fait mourir une *Cucumaria Planci* de petite taille dans un état d'extension suffisant pour que les éléments qui composent la paroi, étendus sur une grande surface, présentent la plus faible épaisseur possible, nous enlevons un lambeau de la zone externe de la paroi, nous verrons par transparence que cette zone contient, au milieu des éléments conjonctifs qui la forment, de petits corps que l'acide acétique dissout avec dégagement de gaz et qui présentent des trous les traversant de part en part, disposés plus ou moins irrégulièrement, ainsi que des nodosités formant saillies à leur surface; ce sont les corpuscules calcaires. Nous verrons, de plus, que ces corpuscules sont entièrement séparés les uns des autres, et que tous n'ont pas une forme identique; mais, parmi toutes ces formes, nous pourrons facilement distinguer deux types : l'un représenté par des corpuscules petits, sans nodosités, placés superficiellement; l'autre formé d'éléments plus volumineux et très noduleux, situés plus profondément. Si maintenant, au lieu d'enlever la zone externe de la paroi tout entière, nous n'enlevons plus que l'épiderme, nous verrons que celui-ci contient les éléments du premier type, à l'exception de ceux du second, et réciproquement. Nous en concluons donc que les corpuscules calcaires sont disposés sur deux couches différentes : l'une superficielle ou épidermique (Bindekörper), et l'autre profonde, située dans le derme.

Cette disposition existe chez presque tous les Dendrochirotes, mais n'est pas absolument générale. Chez les Thyone, par exemple (pl. XXXII), on n'en trouve plus qu'une seule couche; morphologiquement cependant, ces deux types existent encore, car, comme nous le montrerons, la forme unique des Thyone doit être considérée comme résultant de la soudure des deux formes que nous avons trouvées chez les Cucumaria.

[1] Hérouard (E.), *Note sur la formation des corpuscules calcaires*, in *Compt. rend.*, 1887, 7 novembre.

Chez certaines espèces, cependant, contrairement à ce que pensait Selenka [1], toute trace de corpuscule a complètement disparu dans la paroi du corps. Chez les Aspidochirotes, nous verrons que les corpuscules turriformes qu'on observe peuvent être aussi ramenés à être considérés comme formés par la soudure des deux couches.

Occupons-nous d'abord des corpuscules calcaires profonds.

Chez les animaux vivant en captivité, dans de l'eau non aérée, la zone conjonctive de la paroi n'ayant plus à sa disposition les éléments nécessaires pour conserver son énergie vitale, est frappée de mortalité ; les faisceaux conjonctifs se dissocient et leurs débris, sollicités par leur propre poids, tombent au fond de l'eau dans laquelle est contenu l'animal, et y forment des amas de couleur blanche et d'aspect nacré et soyeux, en entraînant avec eux les corpuscules calcaires. Prenons une partie de ces débris et traitons-la par le carmin acétique, chez une *Cucumaria Planci*. Nous voyons, sous l'action du réactif, le corpuscule calcaire disparaître et être remplacé par un réseau hexagonal à peu près régulier, coloré en rouge, et au centre de chacune des mailles de ce réseau, un noyau ; ces noyaux occupant précisément la place où se trouvaient primitivement les trous du corpuscule (pl. XXV, fig. 5). Ces noyaux sont ceux des cellules formatrices du calcaire. On observe, en effet, chez le jeune, ainsi que l'a montré Semon (R.) [2], des cellules ressemblant aux amœbocystes, à l'intérieur desquelles existe un petit tétraèdre de carbonate de chaux.

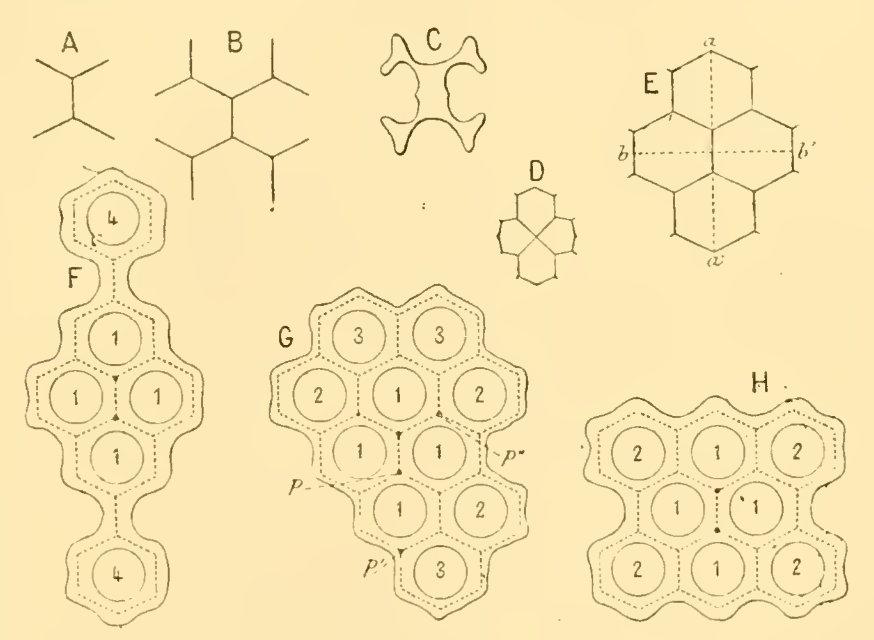
Le développement du corpuscule est facile à comprendre. Le calcaire se dépose le long des parois de contact de quatre de ces cellules accolées l'une à l'autre et donne une production en forme d'x (fig. A, p. 553). C'est là le centre du développement, la charpente en quelque sorte du corpuscule. Les choses n'en restent en général pas là ; quatre autres cellules placées symétriquement dans les

[1] Selenka, *loc. cit.*

[2] Semon (R.), *Beiträge zur Naturgeschichte des Synaptiden des Mittelmeeres*, in *Mittheilungen*. Neapel, 1887.

angles formés par la réunion des quatre premières entrent en jeu ; elles déposent à leur tour du calcaire sur leurs parois de contact avec les précédentes et on obtient ainsi un corpuscule de la forme représentée figure B ci-dessous. D'autres cellules occupant les angles formés par ce groupe de huit cellules, entrant en jeu à leur tour, il se formera par le même processus de nouvelles branches, et nous aurons ainsi la forme de la figure E, et ainsi de suite.

Les branches du réseau calcaire, d'abord délicates, s'épaississent



Schémas montrant la formation des corpuscules calcaires.

graduellement par suite de l'augmentation du dépôt, et les orifices des mailles diminuant de plus en plus, tendent à disparaître ; mais la présence des noyaux des cellules les empêche de s'oblitérer totalement, et c'est à la présence de ceux-ci qu'est due l'existence des trous dans le corpuscule.

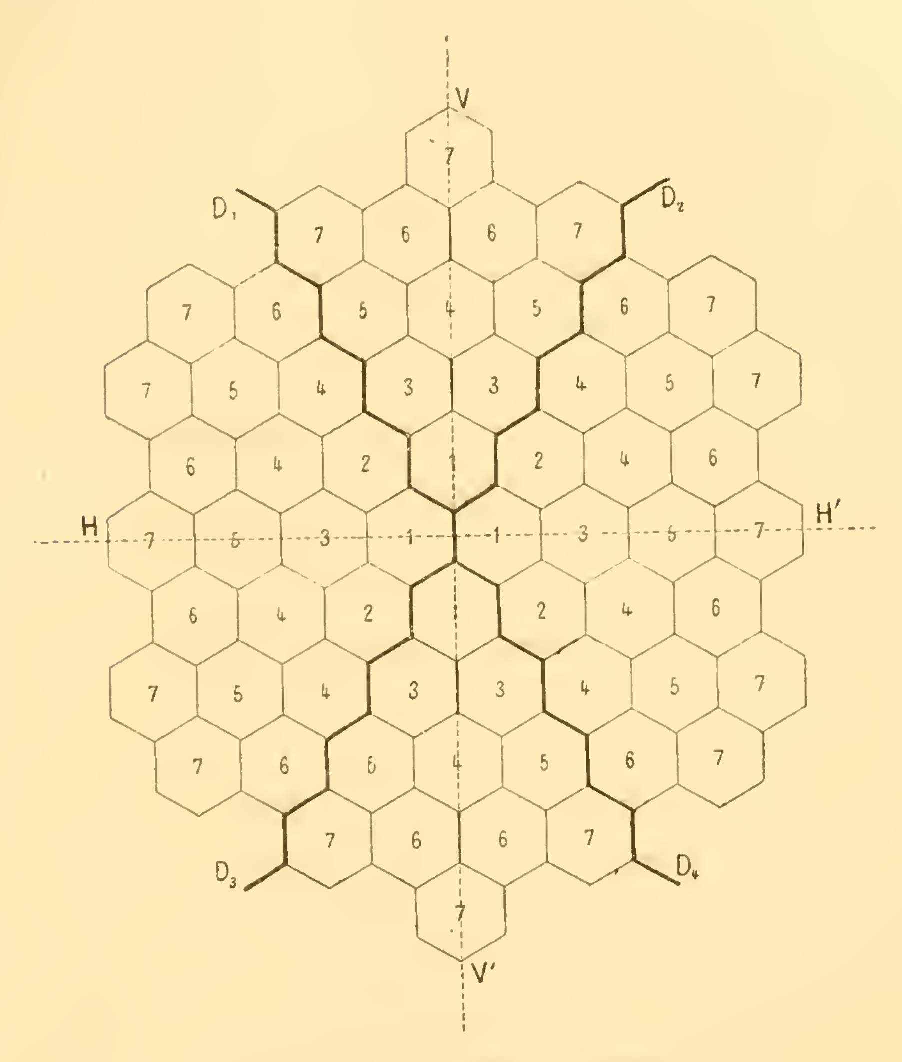
Pourquoi les quatre cellules primitives ne se disposent-elles pas symétriquement par rapport à un centre, mais bien par rapport à un axe ? Cela tient sans doute à la contractilité de la paroi ; les cellules qui y sont contenues, plus comprimées dans un sens que dans l'autre, alors que le dépôt calcaire n'est pas encore formé, s'orientent en symétrie bilatérale.

L'existence du corpuscule résultant des quatre premières cellules, et auquel nous donnerons le nom de *corpuscule calcaire fondamental*, présente un intérêt capital au point de vue de la détermination ; car, plus la formation se complique et plus la régularité théorique du réseau s'altère. Aussi, chez un même individu, les corpuscules compliqués se présentent-ils parfois avec un aspect tout différent l'un de l'autre en apparence ; mais toujours, parmi les mailles du réseau, celles qui ont formé le corpuscule fondamental restent constantes dans leur forme, dans leurs dimensions relatives et dans les aspérités qu'elles présentent. C'est sur le corpuscule fondamental qu'il sera donc surtout utile d'insister dans les descriptions. Ce mode de formation nous donne, en outre, le moyen de faire entrer la mensuration dans leur étude, fait dont on saisira toute l'importance si on se souvient que le corpuscule calcaire sert pour ainsi dire de base dans la distinction des espèces entre elles. Si nous nous reportons au *corpuscule calcaire fondamental* idéal (fig. E, p. 553), il nous sera facile de mesurer la longueur des axes $a\,a'$ et $b\,b'$. Il semblerait que sur un corpuscule réel, par suite de l'épaisseur des branches du réseau et de l'existence des nodosités, la délimitation des axes soit moins aisée ; c'est là une erreur, car c'est précisément le centre des nodosités qui représente les nœuds du réseau, comme nous le verrons tout à l'heure.

Après ces principes de formation établis, il est facile, en figurant un réseau hexagonal et en prenant dans ce réseau quatre mailles adjacentes représentant les quatre cellules de formation du corpuscule calcaire fondamental, de marquer le numéro d'ordre de chacune des cellules qui entourent celles-ci et de former ainsi une figure générale à laquelle on puisse se reporter, pour assigner aux différents trous d'un corpuscule calcaire quelconque le numéro d'ordre qui lui convient.

Marquons dans cette figure (p. 555) l'axe vertical V V', l'axe horizontal H H', et indiquons, en outre par D_1, D_2, D_3, D_4, les diagonales en zigzag des quadrants ainsi formés. Plaçons dans chaque maille le

numéro d'ordre qui lui convient ; nous voyons ainsi que ce réseau se compose de : quatre cellules de premier ordre ; quatre cellules de deuxième ordre ; six cellules de troisième ordre ; dix cellules de



Réseau théorique des corpuscules calcaires.

quatrième ordre ; dix cellules de cinquième ordre ; douze cellules de sixième ordre ; seize cellules de septième ordre, etc.

Le nombre des mailles s'accroîtra donc comme les termes d'une progression arithmétique dont le premier terme est 2 et la raison 2, et dans laquelle les termes de 3 en 3 sont augmentés de deux à partir du premier.

Convenons, pour indiquer une maille quelconque du réseau, de faire suivre la lettre indiquant l'axe ou la diagonale à laquelle elle

appartient de son numéro d'ordre; nous aurons ainsi le moyen d'indiquer dans les descriptions la composition exacte des corpuscules calcaires.

Nous indiquerons, par cette méthode, le corpuscule du *C. Lacazii* (fig. 15, A, pl. XXXI) par la notation (V : 1 + V′ : 1). Quand le corpuscule fondamental est complètement représenté comme dans la figure 2, *a* (pl. XXXII), il n'est pas nécessaire d'indiquer sa notation (H : 1 + V : 1 + V′ : 1 + H′ : 1), il suffit, si l'on veut, dans ce cas spécial, d'indiquer ce corpuscule par son nom qui ne prête à aucune amphibologie; ainsi, pour la figure 5 (pl. XXXI, E), nous indiquerons la composition de la façon suivante (*Corp. fond.* + D_1 : 3); pour la figure G (page 553), qui devient plus compliquée, par (*Corp. fond.* + D_1 : 2 et 3 + D_2 : 2 et 3 + D_4 : 2 et 3).

Pour les saillies et les nodosités qui occupent toujours, ainsi que nous le verrons tout à l'heure, la place des nœuds du réseau, nous pourrons employer une notation analogue. Puisque, en effet, un nœud est formé par la juxtaposition de trois mailles, il suffira de désigner les trois mailles qui entrent dans sa composition pour que sa position soit parfaitement assignée. Exemple : dans la figure G (page 553), *p* sera désigné par (V′ : 1 : 1 : 1); le nœud *p′* par (V′ : 1 : 3 : 3); le nœud *p″* par (D_2 : 1 : 1 : 2), etc. De même, pour un côté, on indiquera les deux mailles adjacentes.

Nous venons d'exposer la formation du corpuscule calcaire telle qu'elle se présente normalement. Montrons maintenant que ceux d'entre eux qui semblent s'écarter de cette règle ont néanmoins pour base une formation identique. Nous voyons par exemple (pl. XXXI, B, fig. 2) une maille *a* qui n'occupe que la moitié de la place qu'elle devait occuper normalement. La maille (H′ : 3) n'est représentée en un mot que dans sa moitié supérieure. Ce fait est dû à ce que la cellule normale de formation s'est divisée secondairement en deux cellules que j'appellerai cellules dérivées, et qu'une seule de celles-ci s'est incrustée de calcaire pour former la maille *a*. L'existence de ces mailles dérivées explique aussi la formation des

deux pointements s'avançant dans les mailles (H : 1) et (H' : 1), (fig. C, p. 553). C'est aussi dans ce cas que rentrent les corpuscules crépus (pl. XXXI, A, fig. 11, et pl. XXXII, fig. 10).

L'existence de mailles dérivées entraîne avec elle la présence de nodosités dérivées qui ont une origine analogue aux nodosités normales.

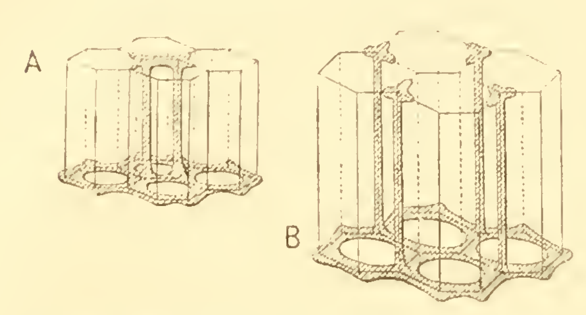
Les corpuscules calcaires, abstraction faite des nodosités, ne sont pas toujours plans ; ils suivent la courbure générale de la paroi qui les contient. Ce fait s'observe bien dans les tubes ambulacraires pour la paroi desquels la courbure est beaucoup plus accentuée que pour la paroi du corps. Ici, en effet, par suite des fonctions de ces organes, les corpuscules doivent répondre à des conditions particulières. Aussi voyons-nous qu'ils sont arqués suivant la courbure du tube, et qu'ils sont développés seulement dans le sens transversal du tube pour ne pas gêner celui-ci dans sa contraction; on reconnaît cependant encore, avec la plus grande facilité, qu'ils se sont développés suivant les mêmes lois que les corpuscules de la paroi du corps, mais toutes les mailles qui concourent à leur formation appartiennent à l'axe VV'. Dans la figure F, page 553, par exemple, qui appartient aux tubes ambulacraires des Thyone, nous voyons nettement que ce corpuscule répond à la formule (*Corp. fond.* + V : 4 + V' : 4). Le même fait s'observe pour les tentacules qui ne sont d'ailleurs que des tubes ambulacraires transformés.

Voyons maintenant à quoi sont dues les saillies de la surface.

Si nous considérons la figure A, page 553, nous remarquons qu'aux points de bifurcation des branches de l'x, les parois de trois cellules différentes sont en contact. On comprendra que chacune de ces trois cellules agissant pour son propre compte, le dépôt calcaire qu'elles forment en ce point soit plus considérable ; aussi y voyons-nous se dresser tantôt une tige calcaire, tantôt une proéminence en forme de nœud. Ce que je viens de dire pour la bifurcation de premier ordre du réseau existe de même pour les bifurcations de deuxième, troisième... $n^{\text{ème}}$ ordre, c'est-à-dire pour chaque nœud

du réseau ; mais, en général, ces saillies sont d'autant moins développées qu'elles sont d'un ordre plus élevé. Disons en outre que ces nodosités peuvent exister sur les deux faces de la lame calcaire.

Les corpuscules calcaires superficiels des Dendrochirotes ont un réseau de formation hexagonal comme celui des corpuscules profonds. Ils affectent en général la forme de corbeille, mais tandis que, chez les corpuscules profonds, la concavité est tournée vers l'axe du corps de l'animal, chez ceux-là, elle est tournée vers l'extérieur.



Schémas représentant dans l'espace la constitution géométrique des corpuscules calcaires des Thyone et des Aspidochirotes.

Je n'ai pu m'assurer si ces corpuscules superficiels dépendaient du même groupe de cellules de formation que les corpuscules profonds; mais si l'on considère les corpuscules turriformes des Aspidochirotes et ceux des Thyone qui sont des formes de passage, la chose paraît probla ble.

La base de formation d'un corpuscule turriforme des Aspidochirotes est un corpuscule fondamental dans lequel la branche calcaire centrale comprise entre (H : 1) et (H' : 1) a disparu par coalescence des deux nœuds qui la terminent, comme le montre la figure D (page 553) comparée à la figure E (page 553), d'où s'ensuit l'apparition normale des mailles dérivées sur l'axe HH', entraînant avec elle la symétrie du réseau par rapport à un centre.

Si nous représentons (fig. A, p. 558) dans l'espace les quatre cellules théoriques du corpuscule calcaire fondamental, nous comprendrons facilement la formation des apophyses qui surmontent les corpuscules des Thyone, ainsi que la présence des quatre pointes qui les terminent (pl. XXXII, fig. 11, *f*); il nous suffira pour cela de comparer cette figure à la figure A (page 558).

La figure B nous montre avec la même évidence que la tourelle des corpuscules turriformes des Aspidochirotes dérive d'un processus analogue ; mais là ce sont les quatre nœuds (D : 1 : 1 : 2) qui

portent les tiges, et les nœuds correspondants d'un plan supérieur qui forment les huit pointes qui se trouvent à leurs extrémités. On observe entre les tiges des apophyses et des tourelles des bâtons transversaux qui, chez beaucoup d'espèces, donnent à ces formations l'aspect d'une échelle. Ils résultent de ce que plusieurs plans de cellules superposés ont pris part à la formation.

Quant aux corpuscules en forme de boucle des Aspidochirotes, ils représentent nettement une calcification qui s'est faite seulement dans les cellules d'une même diagonale.

Semon[1], dans son étude sur les corpuscules calcaires, a bien montré l'apparition sous forme de tétraèdre, mais pour lui l'accroissement se ferait suivant une sorte de cristallisation organique ne dérivant d'aucun système cristallographique connu. Il se base, pour arriver à cette conclusion, sur ce que les *angles du réseau* calcaire sont tous de 120 degrés, mais nous avons vu que ce fait résulte de ce que les cellules de formation (cellules calcigènes) étant hexagonales, leurs angles, comme dans toute cellule hexagonale, sont de 120 degrés, et que la présence des noyaux rend compte de l'existence des trous de la plaque calcaire.

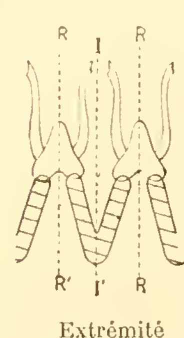
Les disques calcaires qui se trouvent à l'extrémité des tubes ambulacraires se forment, comme l'a fait remarquer Semper, de la même façon que les corpuscules ordinaires, et résultent parfois de la soudure de plusieurs de ces formations.

La couronne calcaire elle-même rentre dans le plan général. La figure 3, planche XXXII, nous montre un morceau d'un des fleurons de la couronne d'une jeune Thyone présentant en place la plupart des noyaux des cellules calcigènes. Chez l'animal adulte, le calcaire envahissant toute la surface de la cellule se transforme en une lame calcaire compacte qui dissimule le mode de formation originel.

J'ai remarqué que, chez les animaux jeunes, les corpuscules calcaires sont en général plus compliqués que la grande majorité de

[1] SEMON (R.), *loc. cit.*

de ceux qui se rencontrent chez l'adulte. Prenons par exemple une *Thyone subvillosa* de 8 millimètres de longueur; nous voyons que les corpuscules sont percés de trous d'un ordre assez élevé, tandis que, chez les grands exemplaires, la presque totalité de ceux-ci présente la forme simple du corpuscule fondamental, et de place en place on rencontre, disséminés dans l'étendue du tégument, les corpuscules plus compliqués qui ont appartenu au jeune. Ce fait curieux est si apparent chez le *Colochirus Lacazii* que, à l'état jeune, alors que les tubes ambulacraires sont encore disposés en zigzag, on serait tenté d'en faire une nouvelle espèce d'Ocnus, d'autant plus que l'anneau calcaire lui-même présente une très grande différence, et le tégument un tout autre aspect que chez l'adulte. J'ai pu, grâce à la série des animaux de différents âges que j'ai trouvés à Roscoff en septembre 1888, constater que ces petits Ocnus n'étaient à coup sûr que de jeunes *Colochirus Lacazii*. Il est probable que, pour cette raison, bien des petites espèces devront être rapportées plus tard à d'autres décrites sur des individus de plus grande taille.



Extrémité du radius.

Outre les corpuscules que nous avons cités précédemment, on rencontre encore, chez certaines espèces, des plaques calcaires spéciales, disposées autour de l'anus comme pour en garder l'entrée. Ces plaques sont disposées en cinq groupes semblables et les plaques composant chacun des groupes sont imbriquées et forment deux lignes convergentes vers l'extrémité du radius, offrant ainsi dans leur ensemble l'apparence d'un V (fig. ci-dessus), dont la pointe seule fait saillie sur le pourtour de l'anus, à l'extrémité de l'ambulacre, entre les deux tubes ambulacraires qui terminent le vaisseau aquifère. Cette pointe est occupée à cet effet par une plaque calcaire unique, qui est la véritable dent (pl. XXXII, fig. 9). Cette dent présente la forme d'un triangle isocèle à côtés plus ou moins profondément échancrés; les deux angles de la base donnent insertion aux deux moitiés des muscles longitudinaux, et la contraction de ceux-

ci éloigne le sommet de la dent de l'axe du corps par un mouvement de bascule. Les extrémités des branches des V en contact se confondent sur une plus ou moins grande étendue, et l'angle qu'elles forment s'ouvre comme une charnière, quand l'anus se dilate ; l'appareil périanal prend alors l'aspect d'une guirlande formée de cinq festons interradiaux.

Cet appareil est une production, non pas de la zone externe comme les corpuscules calcaires ordinaires, mais de la zone interne de la paroi du corps. Il suffit, pour s'en assurer, de décortiquer l'animal ; on reconnaît ainsi que les plaques qui forment cet appareil restent adhérentes à la zone interne, tandis que la zone externe qui les recouvre emporte avec elle les corpuscules calcaires ordinaires.

La formation des corpuscules calcaires n'appartient pas exclusivement à la paroi du corps ; on trouve aussi parfois ces éléments dans la paroi des organes internes, le long des muscles longitudinaux, dans la paroi du tube digestif, dans celle des organes génitaux. Ils se forment là, comme ceux de la paroi du corps.

L'abondance des corpuscules calcaires est très variable suivant les espèces. Chez la *Cucumaria brunea*, par exemple, nous trouvons ces éléments serrés les uns contre les autres, sur une épaisseur presque égale à celle de la zone externe, tandis que chez le *C. Lacazii*, ils sont fort disséminés. Parfois même, chez certaines Thyone, ils disparaissent complètement. Il est à remarquer, contrairement à ce qu'on aurait pu croire, que le peu d'abondance avec laquelle ils existent, n'est pas en rapport avec l'épaisseur du tégument.

Les corpuscules calcaires doivent être considérés tout à la fois comme organes de protection et comme organes de soutien. Nous voyons en effet qu'outre les pointes saillantes des corpuscules superficiels, les orifices ou organes importants donnant à l'extérieur sont entourés d'éléments dont la disposition particulière ne laisse aucun doute sur leur rôle protecteur. Les dents anales des *Tyone* dont les extrémités hérissées de pointes aiguës viennent faire saillie autour de l'orifice postérieur, offrent un obstacle aux animaux qui

voudraient tenter de pénétrer dans le cloaque. Les bords de la ventouse des tubes ambulacraires sont en général garnis de corpuscules imbriqués l'un sur l'autre, à crêtes saillantes qui, lorsque le tube se contracte, viennent former autour de son disque une épaisse couronne d'épines; aussi l'animal, au moindre attouchement d'un corps étranger, contracte-t-il ses ambulacres afin d'opposer une résistance plus efficace. Les ancres des *Synaptes*, avec leur appareil musculaire leur permettant de se redresser en présence du danger, donnent d'ailleurs la confirmation la plus éclatante du rôle protecteur des corpuscules calcaires. Semper[1] pense qu'ils sont destinés à augmenter le pouvoir tactile de la peau; cette idée peut parfaitement se concilier avec celle d'organe de protection.

Chez la plupart des Échinodermes, la formation du calcaire s'effectue comme chez les Holothuries, mais la présence du corpuscule fondamental est masquée par la soudure des éléments entre eux. Si cependant on s'adresse à des exemplaires suffisamment jeunes, chez lesquels les éléments calcaires commencent à paraître (Ludwig[2], Fewkes[3], voir les figures), on reconnaît encore, comme pour les Holothuries, les quatre mailles fondamentales du réseau hexagonal dans chaque centre de formation. Chez les Holothuries, ces divers centres restent isolés ; aussi ne retrouvons-nous pas, dans la plupart des cas, de plaques volumineuses comme chez les autres Échinodermes.

Nous traiterons les homologies quand nous connaîtrons le système nerveux, qui nous donnera un point d'appui pour les déduire.

[1] Semper, *loc. cit.*

[2] Ludwig, *loc. cit.*

[3] Fewkes (W.), *On the Development of the calcareous plates of Asterias*, juli 1888 in *Bull. of the Mus. of Comparative Zoology at Harvard College*, vol. XVII, n° 1. Cambridge.

COURONNE CALCAIRE.

La couronne calcaire des Holothuries a été connue des premiers observateurs qui se sont occupés de ces animaux. Bohadsch[1], en 1761 (p. 90), en donne la description ; mais, par suite d'une erreur d'observation, il n'y reconnaît que cinq dents au lieu de dix. Voilà ce qu'il dit, en effet, au chapitre des Hydres : « Intra cavum oris, ad initium præfatorum quinque musculorum, annulus osseus ex quinque dentibus convexo-concavis concatenatus occurit, mediantibus duobus latis ligamentis ad ambitum oris circulariter affixus, ita ut ligamentum superius in marginem oris, inferius in œsophagi externam faciem abeat. »

O.-F. Muller[2] (p. 2) la décrit chez l'*Holothuria elegans.*

Cuvier[3] (p. 546) rappelle son existence et indique qu'elle ne peut servir à la mastication.

Tiedemann[4] (p. 26-27) montre sa constitution chez l'*Holothuria tubulosa.*

M. de Quatrefages[5] décrit et figure les particularités qu'elle présente chez la *Synapta inhærens.*

Viennent ensuite J. Muller[6], Leydig, Baur Selenka et Semper, qui font connaître sa constitution histologique et les formes variées qu'elle présente dans les différentes familles.

Parmi toutes ces formes, celles qui se rencontrent dans la famille des Dendrochirotes présentent la plus grande complexité. Dans cette famille, en effet, les culs-de-sac tentaculaires qui, chez les Aspidochirotes, pendent librement dans la cavité générale, sont encastrés

[1] Bohadsch, *De quibusdam animalibus marinis, eorumque proprietatibus, orbi litterario vel nondum vel minus notis.* Dresde, 1761.

[2] Muller (O. Fr.), *Zoologica danica*, 1779-1784.

[3] Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée,* publiées par Duméril, 1836-1838-1849.

[4] Tiedemann, *loc. cit.*

[5] Quatrefages (de), *loc. cit.*

[6] Muller, *loc. cit.*

dans la couronne calcaire, et si bien dissimulés qu'ils semblent parfois ne pas exister. Je crois donc qu'il n'est pas hors de propos de donner une description plus précise pour un type de cette famille. Si nous prenons une *Cucumaria Planci* ayant les tentacules contractés et que nous menions une incision longitudinale suivant l'interradius dorsal droit (pl. XXV, fig. 1), nous trouvons, appendue à l'extrémité supérieure et faisant saillie dans la cavité générale, une masse ovoïde de laquelle partent cinq bandes musculaires longitudinales (pl. XXV, fig. 1 *m*). Le tube digestif (*e*) traverse cet ovoïde suivant son grand axe, et sur sa zone équatoriale se présente une partie blanche dont le contour élégant donne assez, dans son ensemble, l'aspect d'une couronne : c'est la couronne calcaire généralement appelée anneau calcaire (pl. XXV, fig. 1, et pl. XXVIII, fig, 2, *f*, *f'*).

Cette couronne est composée de dix pièces distinctes auxquelles on a l'habitude de donner le nom de dent. Ce mot, qui est employé chez les Oursins pour désigner des pièces qui ne sont nullement les homologues de celles-ci, demande à être changé, car l'esprit étant toujours porté à établir un rapprochement entre des organes portant le même nom chez des animaux de deux classes voisines, il peut en résulter une confusion fâcheuse.

De quel nom les appeler?

Un mot se présente tout d'abord à l'esprit : c'est celui d'auricule. Le rapport des dents radiales avec les nerfs et les vaisseaux radiaux semble, en effet, montrer une certaine homologie entre les pièces radiales de la couronne calcaire des Holothuries et les auricules des Oursins, ainsi que l'ont indiqué déjà Baur[1] et Semper[2], contrairement à l'opinion de Muller[3], qui voyait l'homologue de cette couronne dans la lanterne des Échinides. Mais tout en admettant une certaine homologie entre les pièces radiales des Holothuries et les

[1] Baur, *loc. cit.*

[2] Semper, *loc. cit.*

[3] Muller (J.), *loc. cit.*

auricules des Oursins, on est bien forcé d'admettre que, chez les Dendrochirotes, l'extrémité apicale de la dent représente seule la voûte de l'auricule des Oursins, et que le reste, qui acquiert un développement relativement considérable, n'est pas représenté chez ceux-ci, ou tout au moins ne l'est pas par l'auricule. Aussi, pour ne pas nous servir d'une expression qui pourrait engager à voir des homologies là où elles n'existent pas, et pour rester fidèles à l'expression dont nous nous sommes servis pour désigner l'ensemble des pièces calcaires, les nommerons-nous les fleurons de la couronne.

La couronne est donc composée de dix fleurons calcaires. De ces dix fleurons, cinq appartiennent aux radius (pl. XXVIII, fig. 2, *f*) et cinq aux interradius (*f'*), c'est-à-dire qu'en faisant le tour de la couronne, on rencontre successivement un fleuron de chaque espèce.

La forme des fleurons radiaux est différente de celle des interradiaux. Occupons-nous d'abord des premiers.

Un fleuron radial est situé au niveau de l'équateur de la masse ovoïde et de plus dans un plan radial. Si nous considérons un tel fleuron dans son ensemble, nous voyons qu'il a la forme d'une pyramide quadrangulaire dont l'axe est parallèle à celui du corps de l'animal et dont le sommet est tourné supérieurement. La base de cette pyramide a la forme d'un trapèze isocèle dont la médiane est située sur le plan de symétrie radiale. Elle est creusée d'une large gouttière suivant son axe et est en rapport par toute sa surface avec la portion dilatée du vaisseau aquifère radial (pl. XXVI, fig. 8, *q'*). Des quatre faces de la pyramide, celle qui correspond à la grande base du trapèze est la seule qui soit visible quand la couronne calcaire est en place (pl. XXVIII, fig. 2, *f*). Elle présente dans son ensemble la forme d'un triangle isocèle qui est creusé, suivant sa ligne médiane, d'une gouttière, qui, profonde au sommet, s'atténue graduellement et finit par disparaître à la base. C'est au fond de cette gouttière que viennent s'insérer les muscles longitudinaux et les muscles rétracteurs (pl. XXVIII, fig. 2, *r*, *m*).

Les faces qui correspondent aux côtés du trapèze servant de base à la pyramide sont semblables entre elles et plus étroites que la précédente. Si nous considérons l'une d'elles, nous voyons que son bord inférieur présente une surface rugueuse qui est une facette articulaire par laquelle elle se met en rapport avec le fleuron adjacent (pl. XXVI, fig. 8, *f'*). De plus, son aire est partagée en deux parties par une ligne transversale oblique de haut en bas et de dedans en dehors. La partie de la face située au-dessous de cette ligne est concave; elle est en rapport avec le cul-de-sac tentaculaire. La portion située au-dessus forme une gouttière dirigée parallèlement à l'axe de la pyramide; elle est en rapport avec le canal du tentacule dont les muscles longitudinaux viennent prendre insertion sur la ligne oblique.

La face de la pyramide tournée du côté de l'œsophage présente aussi la forme d'un triangle isocèle, mais la gouttière médiane dont elle est creusée s'étend du sommet jusqu'à la base. C'est dans cette gouttière que vient se loger le canal aquifère radial (pl. XXVI, fig. 8, *q''*). A peu près vers le milieu de sa hauteur, cette gouttière envoie de chaque côté une petite gouttière transversale courant jusqu'au bord du triangle, où elle aboutit au-dessus de la ligne oblique de la face latérale (pl. XXVII, fig. 3, *o*).

La gouttière médiane de cette face se continue supérieurement sur le sommet de la pyramide qui, par suite, paraît bifurqué. C'est précisément cette bifurcation, dans laquelle viennent passer le canal aquifère, la lacune et le nerf radial, qui représente bien, d'après ses rapports, la voûte de l'auricule des Oursins. Les deux branches de la bifurcation seraient les piliers de l'auricule qui, chez les Oursins, vont se souder au test; chez les Holothuries, le test n'existant pas, la fourche reste ouverte, si ce n'est chez quelques Synaptes où le fleuron radial est percé d'un trou dans lequel passent le vaisseau et le nerf. Dans ce cas particulier, peut-être pourrait-on voir dans le fleuron le représentant de l'auricule des Oursins avec la portion du test auquel il s'attache.

John Muller[1] est arrivé à des conclusions toutes différentes en ce qui concerne les homologies de la couronne calcaire. Pour lui, cette couronne correspondrait à la lanterne des Oursins ; le fleuron radial serait l'homologue de la faux, et le fleuron interradial celui des deux morceaux de la base de la mâchoire qui s'articulent avec la faux. C'est Baur[2] (p. 18) qui, en se basant sur les rapports qui existent entre eux et les vaisseaux et nerfs radiaux, rectifia l'erreur que Muller avait commise.

Revenons maintenant aux fleurons interradiaux. Le fleuron interradial (pl. XXVIII, fig. 2, *f'*) est à peu près semblable au radial, mais la gouttière creusée sur la face externe ne donne plus insertion aux muscles longitudinaux, et la face tournée du côté de l'œsophage ne présente plus les gouttières qui, dans le fleuron radial, étaient destinées à loger le vaisseau aquifère et les branches qui s'en détachent pour aller aux tentacules. Les faces latérales présentent les mêmes particularités que celles du fleuron radial.

Quant à la base de la pyramide du fleuron interradial, elle n'est plus en rapport avec le canal aquifère radial, mais avec les œils-de-bœuf qui, ainsi que nous le verrons plus tard, dépendent de la cavité générale (pl. XXVIII, fig. 2, ω).

De même que l'extrémité des fleurons radiaux correspond aux auricules radiales des Oursins, on peut admettre par homologie que les fleurons interradiaux correspondent de la même façon aux auricules interradiales de ces animaux.

Chez la plupart des Dendrochirotes et chez la *Cucumaria Planci* en particulier, la couronne calcaire présente une irrégularité très marquée. Le fleuron du radius ventral médian est bien encore semblable à ceux des autres radius, mais les dimensions en sont plus restreintes. Il en résulte que les fleurons interradiaux adjacents ont subi une déformation correspondante qui les a rendus asymétriques.

On rencontre aussi parfois une soudure existant, non plus entre

[1] Muller (John), *loc. cit.*
[2] Baur, *loc. cit.*

les trois fleurons médians ventraux, mais entre les ventraux médian et latéral, par suite de l'atrophie du fleuron interradial compris dans leur intervalle.

Cette soudure est un caractère qui, en général, est fixe pour l'espèce. Cependant j'ai rencontré à Banyuls des *Thyone aurantiaca* (pl. XXXII, fig. 13) qui présentaient la déformation que je viens de citer en dernier lieu, tandis que d'autres ne la présentaient pas.

La couronne calcaire du *Cucumaria Planci* est formée de carbonate de chaux déposé sous forme de branches, qui, par suite de leur enchevêtrement, laissent difficilement reconnaître l'origine hexagonale de leur formation. Cette origine, ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, se laisse nettement reconnaître chez les jeunes *Thyone subvillosa* (pl. XXXII, fig. 3). Malgré l'épaisseur assez considérable de la couronne calcaire, le carbonate de chaux qui la forme est si friable, qu'il est le plus souvent inutile, pour y pratiquer des coupes, de décalcifier préalablement. En opérant ainsi, on voit, outre les sections des branches calcaires qui la composent, les noyaux des cellules.

APPAREIL AQUIFÈRE.

L'appareil aquifère des Holothuries est connu dans son ensemble depuis la description qu'en a donné Tiedemann [1]; mais malgré les données nouvelles qu'apportèrent à la description de cet auteur, Krohn [2], Muller, Baur, Semper [3], et à une époque plus récente Teuscher, Jourdan et Hamann [4], les détails de sa construction ne sont encore qu'imparfaitement connus.

Si nous prenons une *Cucumaria Planci* ouverte suivant l'interradius dorsal droit (pl. XXV, fig. 1), ainsi que nous l'avons déjà indi-

[1] TIEDEMANN, *loc. cit.*

[2] KROHN (A.), *Ueber die Anordnung des Nervensystems der Echiniden und Holothurien im Allgemeinen. Mullers' Archiv*, 1841.

[3] MULLER (J.), BAUR, SEMPER, *loc. cit.*

[4] TEUSCHER, JOURDAN, HAMANN, *loc. cit.*

qué, nous voyons à la base du bulbe aquo-pharyngien, sous la couronne calcaire, un canal annulaire volumineux (*q*), distendu par le liquide contenu et au milieu duquel passe le tube digestif (*e*). C'est précisément là l'organe central de l'appareil aquifère qu'on a l'habitude d'appeler simplement *l'anneau aquifère*.

Histologiquement, l'anneau aquifère est formé d'un épithélium qui tapisse sa lumière, auquel succèdent une couche de fibres musculaires circulaires, une couche de fibres conjonctives et enfin l'endothélium de la cavité générale. Semper considère la couche musculaire comme faisant suite à la zone musculaire de la paroi. Mais on doit la considérer comme se rattachant plutôt au système musculaire propre de l'appareil aquifère, système qui se présente dans toutes les parties de celui-ci avec une constitution spéciale sur laquelle nous allons nous arrêter un instant.

L'épithélium qui tapisse la cavité des vaisseaux est formé, sur tous les points où la paroi de ceux-ci contient une couche musculaire, de cellules affectant la forme de pyramides, dont les bases, placées jointivement sur un même plan, limitent la lumière des vaisseaux, tandis que les sommets (pl. XXVII, fig. 5 à 8), tournés vers l'extérieur, sont continués par un prolongement filiforme. Ces prolongements vont tous aboutir sur une couche de tissu conjonctif courant concentriquement à la lumière de l'organe, de telle sorte qu'entre la lumière du vaisseau et cette couche conjonctive, il existe une lacune sous-épithéliale dans laquelle pénètrent les sommets des cellules pyramidales et que traversent leurs prolongements.

Ces prolongements appartiennent-ils réellement à la cellule? Ils en ont toute l'apparence. D'ailleurs, ce qu'il importe surtout de savoir, c'est que l'épithélium n'est pas appliqué contre la couche conjonctive sous-jacente et qu'il n'est en rapport avec elle que par de minces prolongements rayonnant tout autour du vaisseau. C'est, en effet, dans cette *lacune sous-épithéliale*, que les fibres musculaires (pl. XXVII, fig. 5 à 8, *m*) sont disposées parallèlement et séparément les unes des autres. Ces fibres musculaires, qui sont rubanées, sont

simplement accolées, soit par un de leurs bords, soit par une de leurs faces, les unes sur la couche conjonctive, les autres sur les prolongements des pyramides. Il ne semble pas y avoir de périmysium interne propre à chaque fibre musculaire.

La couche conjonctive qui vient ensuite dans la paroi de l'anneau aquifère est d'abord dense, formée de fibres courant circulairement ; elle devient lacunaire à mesure qu'on s'avance vers l'extérieur, par suite de l'écartement de ses fibres, et on rencontre dans ces lacunes une grande quantité d'éléments figurés du sang.

Cette couche conjonctive n'a pas la même importance sur toute la périphérie de l'anneau aquifère. Sur la face inférieure et interne de celui-ci, elle offre un volume plus considérable (pl. XXV, fig. 1, et pl. XXVI, fig. 8, *lh*), et l'ensemble des lacunes qui y sont creusées représente morphologiquement l'anneau sanguin qui, chez les *Holothuria*, est mieux délimité, et qui, quoique n'étant pas encore admis par certains auteurs, avait été parfaitement décrit par Tiedemann[1], qui l'avait injecté dans l'*Holothuria tubulosa*. Quant à l'épithélium externe, nous y reviendrons en parlant de celui de la cavité générale, duquel il fait partie.

Le côté externe et le côté interne de cet anneau sont entièrement dépourvus d'orifices ; toutes les branches qu'il fournit sortent soit par son bord supérieur, soit par son bord inférieur. Les orifices du bord supérieur sont toujours au nombre de cinq, chez toutes les Holothuries de la famille des Dendrochirotes et des Aspidochirotes. Ce sont les origines des vaisseaux courant dans les radius, tandis que les orifices du bord inférieur, qui sont plus étroits, sont en nombre variable, suivant les espèces auxquelles on s'adresse, et même parfois selon les individus ; mais pour l'espèce qui nous occupe, ils sont toujours au nombre de deux. L'un, placé dans le plan de séparation bilatérale et du côté dorsal, représente l'origine du canal du sable (pl. XXVIII, fig. 2, *s*); et l'autre, placé à gauche de

[1] TIEDEMANN, *loc. cit.*

celui-ci, est l'orifice où débouche la vésicule de Poli (pl. XXVIII, fig. 2, *v*). Occupons-nous d'abord de ces derniers organes.

Canal du sable (pl. XXV, fig. 1, *s*, et pl. XXVIII, fig. 2, *s*). — Les premiers auteurs qui le décrivirent lui donnèrent les attributions les plus différentes. Tiedemann[1], qui l'étudia chez les Holothuries, où ce canal est beaucoup plus rapproché des organes génitaux que chez les Dendrochirotes, le prit pour le testicule. Delle Chiaje[2] l'appelle corps en forme de pénis ; pour von Siebold[3], ce serait une glande salivaire appendue au pharynx, où elle déboucherait ; Frey et Leuckart, sans préciser ses fonctions, pensent aussi qu'il débouche dans le tube digestif.

C'est Krohn[4] qui indiqua le premier qu'il est en réalité suspendu à l'anneau aquifère, duquel il dépend, et les auteurs qui vinrent après lui, confirmèrent cette manière de voir et donnèrent des détails sur sa constitution histologique.

Chez la *Cucumaria Planci*, il n'existe qu'un seul canal de sable (*s*). Normalement, il se présente sous forme de tube sinueusement ondulé, qui se détache de la face inférieure de l'anneau aquifère au point que nous avons indiqué plus haut, et se recourbe de bas en haut et de dedans en dehors, en contournant l'anneau aquifère et en restant dans le plan de symétrie bilatérale. Il est enfermé entre les deux feuillets de la lame mésentérique dorsale de l'intestin (*p*), et son extrémité supérieure aboutit sur le bord d'une échancrure que présente cette lame entre la base de la dent interradiale dorsale médiane et l'anneau aquifère. Son sommet est coiffé d'une pièce calcaire plus ou moins contournée, reiniforme dans son ensemble (fig. XXVIII, fig. 2, *s*).

Ce canal ne se présente pas chez tous les individus avec autant de

[1] Tiedemann, *loc. cit.*

[2] Delle Chiaje, *Memorie sulla storia e notomia degli animali*, etc. Napoli.

[3] Siebold (von). *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere*, 1848.

[4] Krohn, *loc. cit.*

symétrie. Il peut être plus ou moins contourné. Son extrémité, au lieu de venir aboutir juste sur le bord de l'échancrure de la lame mésentérique, peut traverser directement une des faces de cette lame et faire saillie dans la cavité générale sur une longueur plus ou moins grande de son trajet. Le canal du sable est en rapport antérieurement avec la partie dorsale médiane de l'anneau aquifère, auquel il est rattaché par un mésentère ; inférieurement, postérieurement et supérieurement avec les organes génitaux, auxquels il est rattaché par une autre portion du même mésentère, et, latéralement, il est en rapport avec la cavité générale, dont il n'est séparé que par les deux feuillets de ce mésentère.

La paroi ne contient pas de fibres musculaires ; elle est simplement formée par une couche conjonctive recouverte sur ses deux faces par un épithélium. L'épithélium qui tapisse la lumière est très élevé ; il est composé d'une seule couche de cellules fusiformes ciliées, ainsi que l'a indiqué Hamann ; cellules dont les noyaux, placés à différentes hauteurs, forment dans leur ensemble une bande dont la largeur est à peu près les deux tiers de la hauteur totale de l'épithélium. De plus, cet épithélium n'est pas de la même épaisseur sur tout le pourtour de la lumière du canal ; il est en quelque sorte excentrique.

La couche conjonctive est lacunaire dans la partie moyenne de son épaisseur et contient des corpuscules calcaires, qui forment, par leur grande abondance, la plaque madréporique, à l'extrémité supérieure de l'organe où le canal se subdivisant vient déboucher par des orifices dont le nombre varie avec l'âge de l'animal, et sur la paroi desquels l'épithélium de la lumière, s'abaissant graduellement, se continue avec l'épithélium externe, qui fait partie du revêtement de la cavité générale. La plaque madréporique de la *Cucumaria Planci* n'a pas la forme d'un bonnet calcaire coiffant l'extrémité du canal et distinct de la paroi de celui-ci, comme Hamann[1]

[1] HAMANN, *loc. cit.*

l'a indiqué pour l'*Holothuria tubulosa*, et Muller[1] pour la *Synapte*.

Il paraît exister, à l'orifice inférieur du canal du sable, une disposition rappelant celle que présentent les orifices des tubes tentaculaires. Une injection poussée avec précaution dans le canal aquifère ne sort jamais par le madréporite. Cette sortie n'a lieu que si, par une pression exagérée, on arrive à forcer la fermeture.

Il arrive parfois qu'on trouve des canaux du sable aboutissant en un point quelconque de l'anneau aquifère ; c'est là une anomalie, sans doute un souvenir ancestral; mais, en règle générale, chez toutes les espèces, le point d'attache de ces organes à l'anneau aquifère est situé, comme chez la *Cucumaria Planci*, dans le plan de symétrie bilatéral.

Vésicule de Poli (pl. XXV, fig. 1, et pl. XXVIII, fig. 2, *v*). — Cet organe, par son volume, occupe une place importante dans la cavité générale. C'est une outre fusiforme gonflée de liquide, à grand axe vertical et situé en regard de l'interradius dorsal gauche. Depuis que Strussenfeld[2] l'indiqua, en 1765, tous les auteurs qui s'occupèrent des Holothuries en ont dit quelques mots. Aussi sait-on que sa paroi est formée de deux épithéliums, entre lesquels il existe une couche de muscles circulaires, et une de tissu conjonctif lacunaire extérieure à la précédente. Revenons cependant sur l'épithélium interne. C'est, à proprement parler, un endothélium, qu'il est parfois difficile de voir en place, car il se détache facilement, et on trouve alors dans le coagulum de la vésicule des groupes composés d'un plus ou moins grand nombre de cellules, adhérant encore entre elles (pl. XXVI, fig. 10, *b*) ; on y arrive cependant en choisissant un moyen de fixation qui ne laisse pas à l'animal le temps de se livrer à des contractions trop brusques au moment de la mort. En employant alors le carmin acétique, on met en évidence un épithélium, tel qu'il est représenté (pl. XXVI, fig. 11), et on voit, de place en

[1] Muller (J.), *loc. cit.*

[2] Strussenfeld (A.). *Beschreibung eines Seethiers, Seegespenst genant* (*Psolus phantapus*), in *Abhandl d. schwed.* Akad., Bd. 27, 1765.

place, des orifices ovalaires résultant de la chute de cellules. C'est qu'en effet cet épithélium est doué de fonctions plastido-génétiques; c'est lui qui crée certains éléments figurés, comme nous le verrons en nous occupant de ceux-ci. Cette vésicule, par sa disposition, est naturellement le chemin le plus commode pour faire pénétrer une injection dans le système aquifère.

Le crochet indiqué par C. Vogt et Yung[1], à l'extrémité libre de la vésicule, résulte de ce qu'elle n'était pas complètement distendue par le liquide interne. Il n'y a pas lieu d'y attacher d'importance.

Orifices du bord supérieur de l'anneau aquifère. — Vaisseaux aquifères radiaux ou ambulacraires. — Ces orifices ont le même diamètre que l'anneau aquifère lui-même. Les cinq vaisseaux qui s'en détachent se comportent identiquement de même les uns et les autres. Il nous suffira donc d'en étudier un d'entre eux pour les connaître tous cinq.

A son origine, un vaisseau aquifère radial conserve le même diamètre que son orifice (pl. XXVI, fig. 8, *q'*). Il se dirige de bas en haut directement sur le plan de base du fleuron radial *f*, contre lequel il vient buter et, ne pouvant par suite continuer sa course, se rétrécit considérablement et poursuit alors sa marche en s'appliquant dans la gouttière médiane de la face interne du fleuron *q''*. Comme on peut le voir (pl. XXVI, fig. 8, *q'*, et pl. XXV, fig. 1, *q'*), ce rétrécissement n'est pas régulier; il se fait seulement au détriment du côté externe du vaisseau. Tandis que le côté interne continue sa marche en ligne directe, le côté externe se moule sur la base et sur la face interne du fleuron radial, de telle sorte que ce côté du vaisseau qui, au début, est situé à la périphérie du bulbe aquo-pharyngien, se coude brusquement pour aller s'appliquer sur la base, et de là, par une nouvelle courbure, sur la face interne du fleuron. Le vaisseau aquifère radial, après avoir subi ce rétrécissement considérable, continue sa course (pl. XXVI, fig. 8, *q''*) jusqu'à l'extrémité

[1] Vogt (C.) et Yung, *Traité d'anatomie comparée pratique*. Paris.

supérieure de la gouttière du fleuron où il s'infléchit de dedans en dehors, passe entre les deux branches de la fourche qui forme le sommet de celui-ci et pénètre alors dans la paroi du corps. Là, il poursuit directement sa marche jusqu'à l'extrémité inférieure sans présenter de différences notables. On peut donc diviser le vaisseau aquifère radial en trois parties (pl. XXVI, fig. 8).

La première ou portion dilatée, allant de l'anneau aquifère à la base du fleuron radial (q') ; la deuxième ou portion coronale allant de la base au sommet du fleuron radial (q''), et la troisième ou portion ambulacraire proprement dite, du sommet du fleuron jusqu'à l'extrémité inférieure du corps (q''').

Voyons la forme et les rapports de chacune de ces parties prise séparément.

La première a la forme d'un tronc court, à section transversale ovalaire, et dont le petit axe est placé dans le plan de symétrie radiale (pl. XXVII, fig. 2, q'). Elle est en rapport, par sa base inférieure, avec l'anneau aquifère avec lequel elle s'abouche ; du côté interne, du côté externe et latéralement, avec la cavité générale et ses dépendances ; mais du côté interne, elle en est séparée sur la ligne médiane par une lacune creusée dans sa paroi, la lacune radiale (pl. XXVII, fig. 2, λ, et pl. XXVI, fig. 8, λ) ; par son extrémité supérieure avec la base du fleuron qu'elle recouvre entièrement et dont elle moule les sinuosités décrites à propos de la couronne calcaire (pl. XXVI, fig. 8, f).

La deuxième portion, ou portion coronale, est un vaisseau de petit volume, prismatique, à section triangulaire, à sommet externe (pl. XXVII, fig. 3 et 5, q'). Elle est en rapport, par son extrémité inférieure, avec le bord supéro-interne de la première portion ; par sa face interne, c'est-à-dire par celle tournée du côté de l'axe du corps, avec le sinus périœsophagien (k), dépendance de la cavité générale, duquel elle est séparée sur sa ligne médiane par la suite de la lacune radiale (λ) ; les deux faces externes font un angle dièdre moulant celui de la gouttière de la face interne du fleuron radial ;

son extrémité supérieure est en continuité avec la troisième portion. Le point de raccord de ces deux portions est en rapport supérieurement avec l'extrémité supérieure du canal subnervien et inférieurement avec la fourche du sommet du fleuron.

La troisième portion, à son début, possède encore la forme prismatique triangulaire de la seconde, mais s'aplatit bientôt pour former un vaisseau rubané, élargi tangentiellement à l'animal (pl. XXVII, fig. 7, 8, *q'*). Elle est en rapport, du côté externe, avec le canal subnervien (α') dont elle est séparée sur la ligne médiane par la lacune radiale (λ), et latéralement par les extrémités des muscles circulaires (pl. XXVIII, fig. 1, *m'*), du côté interne avec les muscles longitudinaux (*m*). Elle est donc comprise entre les deux plans musculaires de la zone interne de la paroi.

Comme particularités histologiques, la première portion du vaisseau présente, dans la paroi du côté externe, des fibres musculaires circulaires parallèles à celles de l'anneau aquifère, tandis que, pour celles du côté interne, les fibres musculaires de l'anneau aquifère se sont recourbées et se continuent dans le vaisseau en y courant longitudinalement (pl. XXVII, fig. 2, *m' m*). La deuxième portion ne contient pas de fibres musculaires, tandis que, dans la troisième portion, nous trouvons, comme dans la première, un plan de fibres longitudinales sous l'épithélium de la lumière dans la paroi du côté externe (pl. XXVIII, fig. 3, *m*).

En résumé, le côté du vaisseau opposé à la cavité générale proprement dite est seul pourvu de fibres musculaires longitudinales; mais il faut se rappeler que toute la troisième partie du vaisseau est en rapport, du côté interne, avec les muscles longitudinaux de la paroi du corps et peut, par suite, bénéficier du jeu de ceux-ci.

L'absence de muscles dans la deuxième portion n'a pas lieu de nous étonner, car la présence du fleuron radial rendrait leur existence inutile.

Dépendances du vaisseau aquifère radial. — Le vaisseau aquifère radial présente sur ses bord latéraux des orifices par lesquels il com-

munique avec les cavités des tubes ambulacraires. Ces orifices ne sont distribués d'une façon régulière que sur la longueur de la troisième portion, sauf cependant l'aire tentaculaire qui en est dépourvue. La deuxième portion n'en présente plus que deux, situés symétriquement dans sa partie moyenne en regard des deux gouttières transversales de la face interne du fleuron, et la troisième portion en est absolument dépourvue.

Voyons de quoi se compose un tube ambulacraire. C'est à proprement parler un vaisseau cylindrique fermé à ses deux extrémités et dans lequel on ne peut accéder que par un orifice situé dans la partie moyenne.

Ces tubes sont disposés perpendiculairement à la paroi, traversant de part en part sa zone interne, faisant ainsi saillie d'un bout dans le milieu extérieur, et par l'autre bout dans la cavité générale; aussi appelle-t-on respectivement ces deux parties : tubes ambulacraires externes et tubes ambulacraires internes. L'externe est cylindrique, terminé par une ventouse ; l'interne est en forme d'ampoule plus ou moins allongée. Ces tubes sont disposés de chaque côté du vaisseau radial en deux rangées parallèles ; mais les tubes qui composent ces deux rangées ne sont cependant pas placés en regard les uns des autres, symétriquement par rapport au plan radial, si ce n'est pour ceux de la deuxième portion du vaisseau, c'est-à-dire pour les tentacules. C'est cette disposition des tubes qui donne au radius, vu de l'extérieur, l'aspect d'une promenade bordée de deux rangées d'arbres qui lui a fait donner le nom d'ambulacraires (*ambulacrum*). Si nous enlevons la zone externe de la paroi comme nous l'avons indiqué en parlant de celle-ci, nous savons que cette zone porte les empreintes des tubes externes. C'est qu'en effet la portion externe du tube ambulacraire repousse devant elle la zone externe de la paroi dont elle se forme une gaine à laquelle elle n'adhère que par son extrémité distale; la continuation de la zone moyenne de la paroi formant sur tout son pourtour une gaine isolante empêchant son contact avec celle de la zone externe. En un

mot, si nous faisons une coupe transversale d'un tube ambulacraire externe, nous trouvons identiquement les mêmes zones que dans la paroi, et nous voyons que, du côté du plan radial, c'est-à-dire suivant la directrice de ce tube tournée vers la chaussée de l'ambulacre, la couche nerveuse présente un renflement analogue à celui qui se rencontre dans la coupe de la paroi au niveau du radius. La seule différence qui existe entre cette coupe et celle de la paroi, c'est que, dans la zone interne, les muscles circulaires ne sont pas représentés ; on n'y rencontre que la couche musculaire longitudinale sous-épithéliale (pl. XXVIII, fig. 4 *m*) que nous avons signalée tout à l'heure sur le côté externe du vaisseau radial lui-même. Mais, tandis que, dans ce vaisseau, cette couche se présentait seulement sur le côté externe, dans le tube ambulacraire, elle existe sur tout le pourtour de la lumière. A l'extrémité externe du tube, les fibres musculaires (pl. XXIX, fig. 1 *m*) se terminent au disque calcaire qui s'y trouve. Là où le tube ambulacraire traverse les muscles circulaires de la paroi du corps, il existe un étranglement qui sépare nettement le tube externe du tube interne (pl. XXIX, fig. 8) ; à ce niveau, les fibres musculaires du tube se réfléchissent pour courir parallèlement aux muscles circulaires de la paroi (pl. XXVIII, fig. 1). Le tube ambulacraire interne est semblable au tube externe réduit à sa zone interne ; sa paroi se compose en effet d'une couche de muscles longitudinaux sous l'épithélium de la lumière, couche beaucoup plus faible que celle du tube externe, et d'une couche conjonctive mince revêtue par l'endothélium de la cavité générale. La zone externe et la zone moyenne du tube externe, y compris la couche nerveuse, sont représentées ici par une mince couche conjonctive recouverte par l'endothélium de la cavité générale.

Il existe une si grande analogie entre la constitution d'un radius et celle d'un tube ambulacraire, que les partisans de la polyzoïe chez les Échinodermes auraient pu pousser leur théorie jusqu'à l'individualité du tube ambulacraire lui-même. Le tube externe représentant la deuxième et la troisième portion du vaisseau aquifère

radial et le tube interne, la troisième portion de ce vaisseau avec la vésicule de Poli correspondante, car il existe chez certaines espèces une vésicule de Poli en regard de chaque vaisseau ambulacraire.

En résumé, on aurait eu dans chaque radius un individu de premier ordre le long duquel auraient été échelonnés des individus de deuxième ordre se distribuant les fonctions de la vie de relation. Mais ces théories sont aujourd'hui tombées dans l'oubli, et en en parlant, je n'y attache qu'une importance mnémonique ; je ne les considère que comme un moyen de symbolisation du système aquifère.

L'orifice latéral qui donne accès dans l'intérieur du tube ambulacraire, et par lequel le liquide du système aquifère peut passer du vaisseau radial dans la cavité du tube, est situé dans sa partie externe un peu au-dessus de l'étranglement qui sépare les deux portions du tube (pl. XXVIII, fig. 10). Il est percé en forme de boutonnière entre les fibres longitudinales de la couche musculaire du tube qui, au niveau où celui-ci est en contact avec le vaisseau aquifère, forme une cloison musculaire qui sépare à elle seule leurs deux cavités.

De chaque côté de la boutonnière, la cloison présente une dépression, et le liquide du tube refluant dans ces deux dépressions, doit tendre à appliquer les lèvres de la boutonnière l'une contre l'autre. C'est en réalité une valvule. Les nombreux tubes ambulacraires dépendant de la troisième portion du vaisseau aquifère sont tels que celui que je viens de décrire, tandis que ceux dépendant de la deuxième portion représentent morphologiquement un tube ambulacraire ordinaire, mais sont adaptés à des fonctions spéciales qui ont entraîné certaines transformations. Ce sont eux qui forment les tentacules.

Dans ceux-ci comme dans les tubes ambulacraires ordinaires, nous trouvons encore une partie externe et une partie interne (pl. XXVI, fig. 8, *t*) : l'externe prend ici le nom de *tentacule,* tandis

que l'interne s'appelle plus particulièrement le *cul-de-sac tentaculaire*. Occupons-nous d'abord de celui-ci.

Le cul-de-sac tentaculaire (pl. XXVIII, fig. 2, *t'* et pl. XXVII, fig. 3, *t*) est situé dans l'intervalle compris entre deux fleurons consécutifs de la couronne calcaire. Il est donc en rapport, du côté interne, avec le sinus périœsophagien (pl. XXVI, fig. 8, *k*), dépendance de la cavité générale; du côté externe avec la cavité générale elle-même; du côté du vaisseau aquifère radial duquel il dépend, il se moule sur la face latérale du fleuron radial de son radius, tandis que, du côté opposé, il s'applique contre la face latérale correspondante du fleuron interradial adjacent. On serait tenté d'assigner comme limite entre la partie externe et la partie interne du tube tentaculaire le niveau du bord supérieur de la couronne calcaire, car ici il n'existe plus d'étranglement indiquant bien la limite entre ces deux parties, comme celui qui se présente pour les tubes ambalacraires ordinaires; mais, par comparaison, il convient de reporter cette limite beaucoup plus bas, vers la partie médiane de cette couronne. Nous trouvons, en effet, une différence histologique dans la paroi du tube tentaculaire : tandis que la portion externe possède une musculature longitudinale, le cul-de-sac n'en possède aucune, et la ligne qui sépare ces deux régions se trouve précisément comme l'étranglement d'un tube ordinaire sous l'orifice d'entrée du tube. Ainsi dans le cul-de-sac tentaculaire, nous trouvons l'exagération de ce qui se rencontrait dans le tube ambulacraire interne ordinaire où la musculature longitudinale était déjà beaucoup plus faible que dans le tube externe. Nous voyons donc que, contrairement à l'opinion émise par M. Cuénot[1], le tentacule possède bien un tube ambulacraire interne, qui lui est propre, et que la vésicule de Poli n'est nullement destinée à remplacer celui-ci. Le tentacule proprement dit présente une tige dont l'extrémité porte de riches arborisations. La tige présente exactement la même constitution qu'un tube ambulacraire ordi-

[1] Cuénot, *Contribution à l'étude anatomique des Asterides*, in *Archives de zoologie expérimentale*, 2e série, vol. V *bis* (supplément).

naire, et dans l'espèce qui nous occupe, je n'ai jamais rencontré plusieurs troncs nerveux comme Teuscher l'indique pour l'*Holothuria tubulosa.* Ici la couche nerveuse ne présente qu'une seule dilatation sur le côté du tentacule tourné vers l'axe du corps (pl. XXVI, fig. 6 et 7, *n''*).

Comme nous l'avons indiqué tout à l'heure, l'orifice (pl. XXVI, fig. 14, *o*) qui donne accès dans le tube tentaculaire est situé un peu au-dessus de la ligne séparant les deux portions de ce tube. Il est percé parallèlement aux fibres musculaires qui, en ce point, sont dirigés un peu obliquement de bas en haut et de dehors en dedans; il existe aussi, de chaque côté de cette boutonnière, une dépression; il offre en un mot toutes les particularités que nous avons indiquées pour les tubes ambulacraires ordinaires. On peut, grâce au volume des canaux tentaculaires, voir cette disposition par une dissection simple (pl. XXVI, fig. 14, *o*).

Hamann a décrit et figuré à la base des tentacules de la Synapte un organe qu'il a appelé clapet semi-lunaire, lui attribuant un fonctionnement analogue à celui d'une valvule sigmoïde solitaire. La figure qu'il en donne laisse errer quelque doute sur son interprétation, car elle paraît indiquer l'existence d'une cloison adhérente au tentacule, sur tout son pourtour. J'ai rencontré souvent cet aspect dans les coupes de la cloison de l'orifice des tubes ambulacraires (pl. XXVIII, fig. 1, *o*), et je soupçonne que ses coupes menées parallèlement à la direction de la boutonnière auront empêché celle-ci d'être mise en évidence. Ce qu'il indique comme valvule pourrait bien être le tympan dans lequel se trouve percée la boutonnière et ne pas être la valvule elle-même. La figure et la description qu'il en donne ne sont pas assez explicites pour se faire une idée exacte de ce qu'il pense de son jeu, qui, chez les Synaptes, pourrait être différent de ce qui existe chez les Pedata, étant donné que chez elles les tentacules sont privées de culs-de-sac et s'abouchent directement avec l'anneau aquifère.

Chez la *Cucumaria Planci,* cet orifice n'est pas pour le tentacule

immédiatement en contact avec le vaisseau aquifère. Il en est tenu écarté par l'interposition du fleuron radial ; aussi existe-t-il un petit canal dans la gouttière transversale de la face interne du fleuron, aboutissant par une de ses extrémités à l'orifice tentaculaire, et par l'autre à l'orifice correspondant de la deuxième portion du vaisseau aquifère (pl. XXVI, fig. 4, et pl. XXVII, fig. 3, *q'o*).

Nous voyons donc que, contrairement à l'opinion de John. Muller [1] (1850), qui pensait que les culs-de-sac tentaculaires étaient l'apanage des Aspidochirotes, nous trouvons aussi ces organes chez les Dendrochirotes ; seulement, tandis que, chez les premiers, les culs-de-sac flottent librement dans la cavité générale, chez les seconds, par suite du développement considérable de la couronne calcaire, nous les trouvons distribués dans les intervalles qui séparent les fleurons. Si, après avoir lu la description que je viens de donner de l'appareil aquifère de la *C. Planci*, on se reporte à la description et aux figures qui ont été données par Carl Vogt et Yung [2] pour cette même espèce, on sera frappé de la profonde différence qui existe entre elles. C'est, qu'en effet, ces auteurs semblent se figurer que les culs-de-sac tentaculaires se continuent inférieurement et vont tomber directement dans l'anneau aquifère, ce qui est une erreur.

« Cet anneau central, disent-ils, ne porte qu'improprement cette désignation. C'est plutôt un rosaire creux, composé de dix poches plus hautes que larges, dont les bouts en mamelon font saillie vers le cœlome sur la face postérieure du bulbe, et qui communiquent ensemble par des commissures assez étroites. Ces poches se continuent en avant, après avoir subi un resserrement considérable dans les canaux tentaculaires. »

Et plus loin page 665 :

« Nous avons déjà dit que les canaux tentaculaires naissent sur l'anneau central par un isthme étranglé. »

[1] Muller (John.), *loc. cit.*, 1850.

[2] Vogt (C.) et Yung, *loc. cit.*

Ces auteurs n'ont pas eu connaissance du canal transversal de communication entre le vaisseau radial et le tentacule, et ont été entraînés par suite à se figurer que la portion dilatée du vaisseau aquifère radial ne faisait qu'un avec le tentacule. Aussi n'ayant pas connu l'orifice donnant accès dans le tube tentaculaire, il n'est pas étonnant qu'ils n'aient pas trouvé l'appareil obturateur qui le ferme.

« Nous n'avons pu nous convaincre chez notre espèce, disent-ils, de l'existence de valvules à l'endroit de ce resserrement, comme il doit s'en trouver suivant Hamann chez les Synaptes (p. 662).

Cette valvule existe bien, non seulement pour la *C. Planci*, mais encore pour la *Semperia Drummondii* et pour le *C. Lacazii*, comme j'ai pu le constater, et non seulement elle existe dans le tentacule, mais aussi dans chaque tube ambulacraire comme morphologiquement on était en droit de s'y attendre.

BULBE AQUO-PHARYNGIEN.

La complexité de cette région, que Carl Vogt et Yung appellent le bulbe céphalique et que nous avons désignée sous le nom de bulbe aquo-pharyngien, afin d'indiquer quelles sont les parties qui le composent, nous engage à nous y arrêter un instant.

Nous savons que ce bulbe est de forme ovoïde, à grand axe vertical, et que son équateur est occupé par la couronne calcaire dont la face externe des fleurons affectant la forme d'un V renversé affleure la surface (pl. XXV, fig. 1, et pl. XXVIII, fig. 2). Cette surface est occupée supérieurement à la couronne calcaire par les culs-de-sac tentaculaires (pl. XXVIII, fig. 2, *t'*) alternant avec chaque fleuron (*f* et *f'*), et inférieurement par l'anneau (*q*), et les parties dilatées des vaisseaux aquifères (*q'*), mais nous savons qu'aucun de ces derniers organes n'est en rapport avec la base des fleurons interradiaux. C'est qu'en effet il existe au-dessous de chacun d'eux une ouverture ovalaire (ω) formée inférieurement par le bord supé-

rieur de l'anneau aquifère, de chaque côté par les parties latérales des portions dilatées des deux vaisseaux aquifères adjacents, et supérieurement par la base du fleuron interradial, de telle sorte que le bulbe présente, dans sa moitié inférieure au-dessous des fleurons interradiaux, cinq œils-de-bœuf au fond desquels on peut apercevoir la paroi de l'œsophage ; et en regardant dans l'un d'eux, on voit en outre que, de cet œsophage, se détachent des tractus qui viennent s'insérer sur le pourtour de l'ouverture.

Pour comprendre à quoi sont destinés ces tractus, faisons une coupe transversale dans la partie moyenne du bulbe (pl. XXVI, fig. 3 et 5). Nous voyons sur cette coupe que la périphérie est occupée par les fleurons de la couronne alternant avec les parties adjacentes de l'appareil aquifère, tandis que l'œsophage, situé au centre, n'étant pas en contact avec ces parties, est maintenu par des tractus rayonnants.

Il y a donc lieu de distinguer dans le bulbe deux parties : une partie périphérique représentée par un ovoïde creux et une partie axiale ou pharyngienne suspendue dans l'axe de cet ovoïde. Il est facile, avec les coupes transversales du bulbe, de se rendre un compte exact de la disposition de ces tractus qui est la même pour chaque radius (pl. XXVII, fig. 2). En regard de la portion dilatée d'un vaisseau aquifère, nous les trouvons disposés sur quatre rangées verticales symétriques deux à deux par rapport au plan radial, et entre lesquelles chemine la lacune radiale (λ). C'est de ces rangées que dépendent les tractus que nous avons aperçus tout à l'heure en regardant par l'œil-de-bœuf.

Plus haut, au niveau des culs-de-sac tentaculaires (pl. XXVII, fig. 3), le nombre des rangées a doublé, et chaque cul-de-sac tentaculaire en présente quatre.

En passant dans l'anneau aquifère, le tube digestif est aussi maintenu par de nombreux tractus conjonctifs à la face interne de celui-ci, mais là, la disposition sériale est moins nette.

L'espace libre qui s'étend entre la partie périphérique et la partie

axiale du bulbe, et au travers duquel sont tendus tous les tractus périœsophagiens, est une dépendance de la cavité générale avec laquelle il communique au niveau de l'anneau aquifère et surtout par les œils-de-bœuf ; c'est le *sinus pépharyngien* (pl. XXVI, fig. 1 à 8, et pl. XXVII, fig. 2 à 4, *k*).

Ce sinus présente à sa partie supérieure un espace annulaire renflé, dépourvu de tractus qui correspond à l'ouverture buccale. Nous donnons plus spécialement à cette cavité annulaire qui représente en réalité le fond du sinus péripharyngien, le nom de *sinus peribuccal* (pl. XXVI, fig. 8, *k'*).

Maintenant que nous connaissons la disposition générale des organes qui constituent le bulbe, entrons dans quelques détails sur sa structure histologique.

Une coupe transversale au niveau des œils-de-bœuf (pl. XXVI, fig. 2, et pl. XXVII, fig. 2) rencontre les premières portions des cinq vaisseaux aquifères, et nous voyons que, pour chacun d'eux, la paroi occupant le côté externe est formée d'une couche de tissu conjonctif comprise entre le revêtement de la cavité générale et l'épithélium de la lumière du vaisseau ; que cette couche conjonctive fibrillaire et dense sur ses deux faces devient lacunaire au milieu de son épaisseur, et que ces lacunes qui sont en continuité avec celles des tractus qui en partent contiennent comme elles des éléments du sang. La paroi occupant le côté interne est comme délaminée ; sa lame superficielle est formée par une mince couche de tissu conjonctif fibrillaire recouverte extérieurement par l'épithélium du sinus péripharyngien ; sa lame profonde présente une structure semblable, mais contient en outre la couche musculaire sous-épithéliale du vaisseau aquifère radial. L'intervalle résultant de cette délamination est occupé par une substance homogène paraissant se fondre par ses bords avec la substance intralacunaire des tractus périœsophagiens, c'est la *lacune radiale* (λ).

Une coupe transversale un peu plus élevée (pl. XXVI, fig. 4, et pl. XXVII, fig. 3), passant par les vaisseaux de communication des

tentacules avec le vaisseau radial, nous montre les sections des tentacules alternant avec celles des fleurons de la couronne. Les vaisseaux radiaux sont rencontrés dans leur deuxième portion; leur paroi externe a considérablement augmenté d'épaisseur aux dépens de leur lumière et présente, dans son épaisseur, la coupe du fleuron radial ; mais on retrouve encore sur son bord externe la couche conjonctive fibrillaire, dense, et, entre elle et le fleuron, le tissu conjonctif lacunaire renfermant les éléments du sang. Cette couche de tissu lacunaire se continue dans l'épaisseur de la même paroi des tubes tentaculaires qui confinent à son bord. Nous voyons donc que le réseau calcaire formant le fleuron paraît s'être développé dans l'épaisseur de la couche conjonctive fibrillaire interne. Du côté du pharynx, la paroi du vaisseau aquifère radial offre la même délamination et le même contenu que précédemment, représentant, comme nous l'avons dit, la lacune radiale (λ) ; mais, en cet endroit, cette lacune présente en outre deux prolongements latéraux, qui suivent les canaux de communication du vaisseau aquifère avec les tentacules, et qui dépassant ceux-ci en longueur, vont aboutir à la génératrice médiane de la face interne du tube tentaculaire (pl. XXVI, fig. 4, λ', et pl. XXVII, fig. 3, λ').

Pour le fleuron interradial, il nous suffirait presque de répéter ce que nous venons de dire pour le fleuron radial, en supprimant le vaisseau aquifère et la lacune radiale. Comme pour celui-ci, il existe sur sa face externe un tissu conjonctif lacunaire qui, se continuant avec celui de la paroi externe des tentacules, complète ainsi une zone lacunaire qui enveloppe entièrement le bulbe à ce niveau.

Dans une coupe un peu plus élevée, nous trouvons une disposition analogue ; mais nous voyons, de plus, l'extrémité supérieure des muscles rétracteurs qui viennent s'insérer dans la gouttière de la face externe du fleuron radial et du côté interne, la délamination formant la lacune radiale, se présenter, non plus seulement dans la paroi du vaisseau radial, mais encore suivant les génératrices mé-

dianes de chaque tentacule (pl. XXVI, fig. 5, λ', et pl. XXVII, fig. 4, λ').

Au niveau du sommet du fleuron radial (pl. XXVII, fig. 5), l'intervalle compris entre les branches de la fourche est occupé par du tissu conjonctif à fibres entrelacées dans lequel se présente toujours, du côté interne, le vaisseau aquifère contenant la lacune radiale (λ), dans sa paroi. Ce tissu conjonctif est séparé de la zone conjonctive du côté externe par des fibres musculaires transversales (*m*) qui peuvent, par leurs contractions, diminuer l'écartement des deux branches de la fourche (*m'*). Au même niveau se trouve la naissance des deux bandes musculaires longitudinales des radius.

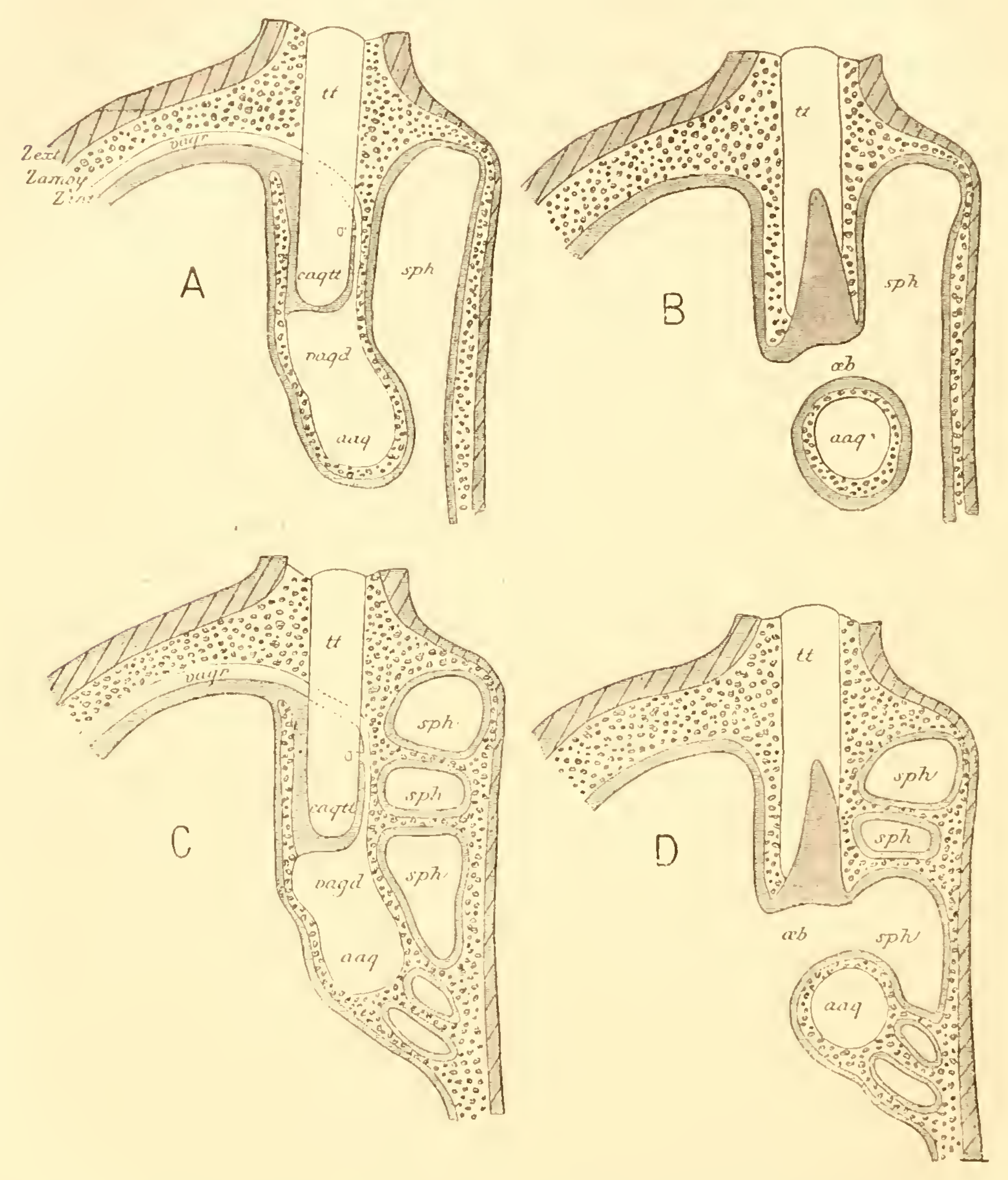
Plus haut (pl. XXVII, fig. 6), le fleuron radial a complètement disparu ; il n'existe plus à sa place que du tissu conjonctif; le vaisseau aquifère (*q'*) gagne vers le bord externe du bulbe toujours accompagné par la lacune radiale, mais le tissu conjonctif qui les sépare du sinus péripharyngien est creusé d'un canal (*α'*) accolé contre la lacune radiale (λ), de telle sorte que celle-ci semble pincée entre la lumière de deux vaisseaux. Ce canal est l'organe que nous étudierons plus tard sous le nom de canal subnervien.

Dans les interambulacres, les fleurons interradiaux ont aussi complètement disparu ; ils sont remplacés par du tissu conjonctif lacunaire en continuité directe avec la zone lacunaire qui entoure le bulbe et qui rejoint à ce niveau la zone moyenne de la paroi du corps (pl. XXIX, fig. 2).

En résumé, d'après ce qui précède, le bulbe doit dépendre de la zone interne de la paroi. Celle-ci forme un cæcum annulaire péri-œsophagien dans la cavité duquel sont situés les fleurons de la couronne et les parties bulbaires du système aquifère qui n'adhèrent à la paroi du cæcum d'une façon appréciable que par la base des fleurons et au niveau de l'insertion des muscles rétracteurs ; partout ailleurs ils en sont séparés par un tissu conjonctif lacunaire dépendant de la zone moyenne de la paroi.

Les schémas ci-contre (p. 588) feront concevoir plus aisément les dépendances de la zone moyenne dans cette région.

Il semblerait, d'après cela, que les culs-de-sac tentaculaires n'occupent pas morphologiquement la même position que les tubes ambulacraires internes, mais ce n'est qu'une simple apparence,



Schémas montrant la disposition des trois zones de la paroi dans la région aquo-pharyngienne. A montre cette disposition dans un radius, et B dans un interradius, abstraction faite des tractus péripharyngiens ; dans C et D, au contraire, les tractus péripharyngiens ont été représentés ; la zone moyenne *Zamoy* est représentée par des ponctuations ; c'est cette zone qui contient le système nerveux ; *vaqr*, vaisseau aquifère radial ; *vaqd*, portion dilatée du vaisseau aquifère radial ; *aaq*, anneau aquifère ; *tt*, tentacule ; *caqtt*, cul-de-sac tentaculaire ; *sph*, sinus pharyngien ; *œb*, œil-de-bœuf faisant communiquer la cavité générale avec le sinus péripharyngien.

car la paroi de ces derniers présente aussi deux couches ; seulement ces deux couches accolées plus intimement l'une à l'autre ne laissent plus que soupçonner l'existence de l'espace qui les sépare.

Tout est disposé comme si les tubes ambulacraires internes résultant de la vésicule aquo-vasculaire de la larve avaient repoussé dans leur développement la paroi de la vésicule péritonéale, et que l'accolement de leurs parois n'ait pas été aussi complet pour la région bulbaire que pour les autres parties du corps.

Nous voyons en outre que les fleurons de la couronne, tout en embrassant dans leurs fourches les vaisseaux ambulacraires comme les auricules des Oursins, paraissent, contrairement à ceux-ci, être une dépendance de la zone interne de la paroi, et qu'il serait tout aussi logique de comparer ceux des radius aux pièces en *y* qui, dans la lanterne de ces derniers animaux, occupent, près des vaisseaux aquifères, des rapports semblables à ceux des fleurons. Ils sont, en effet, appliqués l'un comme l'autre sur la face péritonéale du vaisseau aquifère, mais tandis que cette pièce en *y* est en rapport avec le vaisseau aquifère immédiatement après sa sortie de l'anneau, le fleuron radial des Holothuries n'est en rapport qu'avec la deuxième portion de ce vaisseau, et occupe par conséquent une situation intermédiaire entre la pièce en *y* et l'auricule des Oursins. Il est donc plus logique de considérer le fleuron radial des Holothuries comme une pièce qui n'a pas de représentant exact dans la lanterne des Échinides; tout au plus la fourche de leur sommet, ainsi que je l'ai déjà fait ressortir, pourrait-elle être regardée comme l'homologue de la clef de voûte de l'auricule des Oursins.

Ce bulbe aquopharyngien que nous venons de décrire chez la *Cucumaria Planci* n'offre, chez les divers représentants de la classe des Holothuries du groupe des Pedata, de différences que dans les grandeurs et les positions relatives des parties. Toujours, quelle que soit l'espèce à laquelle on s'adresse, on retrouve les diverses parties constituantes que nous avons indiquées.

Chez les Holothuria, la couronne calcaire étant parfois très éloignée de l'anneau aquifère, les portions dilatées des vaisseaux radiaux sont considérablement allongées, et les œils-de-bœuf qui les séparent ont subi un agrandissement correspondant.

La deuxième portion, au contraire, présente une réduction analogue à celle des fleurons de la couronne, qui sont ici très réduits, et au lieu d'offrir deux orifices donnant aux tentacules, en présente quatre symétriques deux à deux, ce qui explique la présence de vingt tentacules au lieu de dix comme chez les Cucumaria. Or, nous savons que les tentacules sont des tubes ambulacraires transformés ; il y a donc lieu de séparer les vingt tentacules des Holothuria en deux groupes : le premier de ces groupes correspondant aux orifices des vaisseaux radiaires les plus rapprochés de l'anneau aquifère représentant morphologiquement les dix tentacules des Cucumaria, tandis que le deuxième groupe correspond aux premiers tubes ambulacraires de celles-ci.

Les tubes ambulacraires de ces deux groupes, pour se placer sur un même cercle péribuccal, ont été obligés de chevaucher l'un sur l'autre. Cette division des tentacules en deux groupes est très apparente chez certaines familles, par exemple chez les Thyonidium et chez les Pseudocucumis, où ceux du premier groupe sont de grandeur très différente de ceux du second.

Chez les Holothuria, la couronne calcaire très réduite ne présentant plus entre ses fleurons la place suffisante pour loger les culs-de-sac tentaculaires, ceux-ci pendent librement dans la cavité générale présentant ainsi une forme de passage entre le tube ambulacraire interne ordinaire et le cul-de-sac tentaculaire des Cucumaria. La réduction de la couronne calcaire entraîne celle du sinus péripharyngien, mais le sinus péribuccal est toujours bien développé.

Les Thyone présentent une différence en sens inverse ; tandis que, chez les Holothuria, les culs-de-sac tentaculaires étaient extérieurs à la couronne calcaire et intercalés dans les fleurons de celle-ci chez les Cucumaria, chez les Thyone, au contraire, ils sont placés intérieurement à elle, et sont par suite entièrement recouverts par ses fleurons. Les culs-de-sac tentaculaires sont venus se placer au même niveau que les deuxièmes portions des vaisseaux ambulacraires. Le sinus péripharyngien a subi un allongement correspondant à celui de cette couronne.

SYSTÈME MUSCULAIRE.

Nous avons vu que la paroi du corps possédait des muscles circulaires et longitudinaux. La musculature circulaire de la *C. Planci* n'est pas continue sur toute la périphérie du corps, elle est interrompue au niveau de chaque radius où les extrémités des bandes musculaires s'insèrent sur la paroi externe du vaisseau aquifère de telle sorte que cette paroi est disposée comme un tendon réunissant les extrémités des muscles circulaires de deux interradius voisins (pl. XXVIII, fig. 1, *m'*). Aux deux extrémités du corps, cette musculature circulaire joue le rôle de sphincter ; celui de l'extrémité inférieure s'appelle le sphincter anal, et nous appelerons celui de la partie supérieur le sphincter péri-tentaculaire, ce dernier est situé au pourtour de l'aire tentaculaire. La musculature longitudinale est composée de cinq bandes radiales internes séparées des muscles circulaires par les vaisseaux aquifères. Chacune d'elles s'insère inférieurement au pourtour de l'anus et, chez certaines espèces, chez les Thyone par exemple, il existe là des plaques calcaires spéciales pour leur insertion ; mais, chez la *C. Planci*, il n'en existe pas. A l'extrémité supérieure, chaque bande musculaire s'infléchit vers l'axe du corps en suivant la courbure de la paroi ; puis, descendant entre les deux tentacules correspondants, vient s'insérer dans la partie supérieure de la gouttière de la face externe du fleuron radial. Du tiers supérieur de chacune de ces bandes musculaires se détache un faisceau volumineux rectiligne, dirigé obliquement de bas en haut et de dehors en dedans, traversant la cavité générale et s'insérant par son extrémité supérieure dans la partie inférieure de la même gouttière du fleuron radial (pl. XXV, fig. 1, *m*, et pl. XXVIII, fig. 2, *m*). Ces cinq faisceaux rectilignes sont les muscles rétracteurs.

Maintenant que nous connaissons les muscles du système aquifère et ceux de la paroi du corps, nous pouvons nous occuper de leurs fonctions.

FONCTIONS DU SYSTÈME MUSCULAIRE ET DE L'APPAREIL AQUIFÈRE.

Aucun animal peut-être ne présente un plus grand nombre d'applications du principe de Pascal que les Holothuries. Chez ces animaux qui sont dépourvus presque entièrement de squelette, sur lequel les muscles puissent trouver un point d'appui leur permettant d'entrer en action, la nature a su obvier à cet inconvénient à l'aide de cavités remplies de liquide qui peuvent se clore sous certaines influences et offrir, par la pression de leur paroi musculaire sur le liquide qu'elles contiennent, une rigidité suffisante qui se substitue à celle du squelette absent. Ces cavités sont nombreuses, car il convient de considérer comme telles et la cavité générale et l'appareil aquifère central et chaque tube ambulacraire, tentacules compris.

Dans ce qui va suivre, nous ferons abstraction de l'organe arborescent ; nous considérerons la cavité générale comme communiquant avec l'extérieur par l'anus ; la vérité de la démonstration ne sera en rien altérée par cette supposition, et comme les tubes ambulacraires et les tentacules fonctionnent individuellement grâce à la valvule de leur orifice, nous les réserverons pour un paragraphe spécial. Nous ne nous occuperons donc ici que de l'appareil aquifère central, c'est-à-dire de l'anneau aquifère de la vésicule de Poli et des cinq vaisseaux radiaux.

L'animal peut se présenter dans deux états différents :

1° Avec les tentacules entièrement cachés à l'intérieur du corps ;

2° Avec les tentacules déployés.

Et dans chacun de ces deux états, la paroi du corps peut être soit dilatée, soit contractée. D'où quatre étapes à considérer dans les conditions suivantes :

Première étape : les tentacules sont cachés et la paroi du corps est contractée ;

Deuxième étape : les tentacules sont cachés et la paroi du corps est étendue ;

Troisième étape : les tentacules sont déployés et la paroi du corps est contractée ;

Quatrième étape : les tentacules sont déployés et la paroi du corps est étendue.

Prenons l'animal occupant la situation indiquée dans la première étape et suivons-le dans ses étapes successives.

Dans la première, tout le liquide disponible a été chassé de l'intérieur du corps par l'anus ; tous les muscles, excepté ceux de la vésicule de Poli et de l'anneau aquifère, sont contractés, et le liquide qui reste dans sa cavité, comprimé par la tension musculaire des parois, donne à l'animal la rigidité d'un corps solide.

C'est la position qu'il prend quand il veut offrir la plus grande résistance possible aux attaques extérieures, et c'est ainsi qu'il se présente si nous le sortons de l'eau.

Remettons l'animal dans l'eau ; au bout d'un instant nous voyons l'anus s'ouvrir, l'eau pénétrer dans la cavité du corps, l'animal se gonfler et s'allonger : nous sommes arrivés à la seconde étape ; les tentacules sont encore cachés, mais le corps est dilaté. Pour atteindre cette position, c'est le système aquifère qui est entré en jeu.

L'appareil aquifère central présente en réalité deux parties antagonistes, d'une part l'anneau aquifère et la vésicule de Poli, d'autre part les cinq vaisseaux ambulacraires. La contraction de la paroi des uns chasse le liquide contenu dont la pression tend à distendre la paroi des autres. Ceci dit, voyons comment notre animal a pu passer de la première étape à la seconde. En même temps que ceux de la paroi, les muscles des vaisseaux radiaux se sont relâchés, tandis que ceux de la vésicule de Poli et de l'anneau aquifère se sont contractés. Dès lors le liquide contenu dans la vésicule de Poli et l'anneau aquifère a été chassé dans les vaisseaux radiaux qui, sous l'influence de cette pression, se sont allongés et ont entraîné dans leur allongement celui de la paroi du corps qui les contient ; la cavité du corps a augmenté de capacité tout à la fois à cause de cette extension de la paroi et de la diminution du volume de la vési-

cule de Poli et de l'anneau aquifère, et cette augmentation de capacité a déterminé un appel de l'eau ambiante qui s'est précipitée par l'anus pour combler le vide produit.

Si maintenant nous observons un instant l'animal, bientôt nous voyons l'extrémité antérieure du corps se dévaginer et le panache tentaculaire se déployer à l'extérieur; nous sommes arrivés à la troisième étape.

Pour y arriver, l'animal a fermé l'anus et contracté les muscles longitudinaux de la paroi du corps; le liquide interne, ne pouvant s'échapper, a été comprimé ; en vertu du principe de Pascal, tous les points de la paroi du corps ont subi la même pression, et celui où est appendu le bulbe aquo-pharyngien, n'étant plus maintenu ni par la tension des rétracteurs ni par la fermeture du sphincter péritentaculaire, a été projeté en avant, et les tentacules, trouvant le champ libre, sont sortis, mais ils ne sont pas encore déployés ; leur érection sera l'objet d'un paragraphe spécial.

Cette dévagination d'une partie de la paroi du corps augmente sa surface et rend celui-ci capable de contenir une plus grande quantité de liquide; aussi l'appareil aquifère entre en jeu identiquement de la même façon que pour passer de la première à la deuxième étape ; l'eau pénètre par l'anus ouvert à cet effet et l'animal, entièrement distendu, est arrivé à la quatrième étape.

Si, maintenant, l'animal veut revenir de la quatrième à la première étape, il lui suffira, l'anus restant ouvert, de contracter tous ses autres muscles, excepté ceux de la vésicule de Poli et de l'anneau aquifère. Dans ces conditions, le bulbe, sollicité par les rétracteurs, est attiré de dehors en dedans, entraînant avec lui l'invagination du disque buccal ; le corps se vide, puis l'anus se ferme, et le liquide, restant dans la cavité du corps comprimée par la tension musculaire de la paroi, rend à l'animal la rigidité d'un corps solide. Nous voilà donc revenu à notre point de départ, c'est-à-dire à la première étape.

Inutile de dire que l'animal peut occuper toutes les positions

intermédiaires entre ces étapes; il lui suffit pour cela d'arrêter l'action musculaire au moment voulu.

Cet exposé donne l'explication de quelques faits de pratique courante.

Expérience. — Si, saisissant le moment où l'animal, en pleine vitalité, est complètement étendu, avec les tentacules sortis, nous fermons l'anus en le serrant entre les mors d'une pince, l'animal s'épuise en vains efforts pour rentrer ses tentacules. La pression de l'eau contenue dans sa cavité s'oppose à l'invagination du disque buccal et on a, dès lors, tout le temps nécessaire pour faire mourir l'animal en le plongeant dans un milieu approprié. C'est le procédé que l'on emploie pour fixer l'animal étendu et on peut, avec un peu d'habitude, en laissant échapper par l'anus une quantité plus ou moins grande du liquide interne, arriver à fixer l'animal dans toutes les positions intermédiaires entre l'extension absolue et la contraction complète.

TUBES AMBULACRAIRES ET TENTACULES.

Le tube ambulacraire est un appareil pouvant être considéré comme agissant individuellement et n'ayant pas besoin, pour se mettre en action, du concours du vaisseau radial. Ainsi que pour l'appareil aquifère central, la portion périphérique du tube ambulacraire est antagoniste de la portion interne. Quand le tube externe se contracte, le liquide qu'il contient, ne pouvant trouver issue par l'orifice à cause de la valvule qui s'y trouve, est chassé dans le tube interne, qui se distend en vertu du principe de Pascal. Quand, au contraire, la musculature du tube externe se détend et que celle du tube interne se contracte, le phénomène inverse se produit et le tube externe entre en érection.

L'influence exercée sur la capacité de la cavité générale par le changement de volume des tubes ambulacraires internes est là même que celle que nous avons indiquée pour la vésicule de Poli;

nous n'insisterons donc pas sur ce point. Ainsi, non seulement la constitution histologique du tube ambulacraire est semblable à celle de l'appareil aquifère central, mais encore il fonctionne d'une façon semblable.

L'individualité fonctionnelle du tube ambulacraire permet à l'animal de s'en servir comme d'appareil de locomotion. Mais, avant de donner l'explication de ce phénomène, occupons-nous d'abord de l'appareil de fixation qui termine le tube ambulacraire; de la *ventouse*.

Ventouse. — L'existence des trois zones de la paroi du tube ambulacraire externe nous permet de le comparer à un appareil formé de deux cylindres emboîtés (zone externe et zone interne), séparés par une matière propre à faciliter leur glissement l'un dans l'autre (zone moyenne ou cellulaire). Avec cette conception, il nous sera facile de comprendre le jeu de la ventouse.

Le liquide ambulacraire, chassé par la compression du tube interne, fait entrer le tube ambulacraire externe en érection; l'extrémité distale s'applique sur la surface à laquelle elle doit adhérer. La musculature du tube externe se contracte sans que pour cela celle du tube interne cesse de comprimer le liquide contenu. Le cylindre interne glisse ainsi dans le cylindre externe sans que pour cela leurs diamètres soient diminués. Le bord du cylindre externe, qui représente le bord de la ventouse, reste appliqué contre la surface à laquelle il doit adhérer, tandis que l'extrémité du cylindre central, qui représente le centre du disque, tend à s'en éloigner, et le vide, qui tend ainsi à se faire, détermine l'adhérence de la ventouse. Ce qu'il importe de remarquer, c'est que, la ventouse une fois fixée, le tube ambulacraire externe peut se contracter sans que l'adhérence de celle-ci soit supprimée ; il suffit pour cela que l'animal relâche la musculature du tube interne et permette ainsi au tube externe de se vider.

Il nous sera facile à présent d'expliquer le phénomène de la locomotion. Pour se déplacer, l'animal allonge un certain nombre de

tubes ambulacraires de sa surface ventrale, porte leurs extrémités en avant par une contraction inégale des muscles de leurs parois, chaque tube tâte, à l'aide de son extrémité distale, l'endroit où il lui sera facile de faire adhérer sa ventouse, fixe celle-ci, et quand un nombre suffisant de tubes est fixé, l'animal les contracte et le corps est ainsi porté en avant.

De ce que le tube ambulacraire fonctionne individuellement, il n'en faut pas conclure que sa communication avec le vaisseau aquifère est superflue. Le liquide qu'il contient, par suite de la contraction à laquelle il est soumis, ne laisse pas que de transsuder à travers les parois, et c'est pour remplacer le liquide disparu que l'appareil central intervient, sûr, lui-même, de pouvoir puiser ensuite dans la cavité générale, par l'intermédiaire du canal du sable, une quantité de liquide suffisante pour remplacer la perte que cette transsudation lui a fait subir.

On admet, en général, que les tubes ambulacraires jouent un rôle très actif dans le phénomène de la respiration, que le liquide aquifère, mis continuellement en mouvement d'un bout à l'autre du tube par les cils vibratiles de l'épithélium interne, absorbent, par le tube externe, l'oxygène contenu dans l'eau ambiante, pour l'offrir, par l'intermédiaire du tube interne, au liquide de la cavité générale. Chez les Holothuries, ces tubes sont bien mal construits pour accomplir de telles fonctions ; la paroi du tube externe est épaisse, contenant dans son intérieur une lacune remplie d'éléments du sang, qui se hâteraient d'absorber au passage l'oxygène qui voudrait tenter de pénétrer jusqu'au centre du tube, et, étant donné que les fonctions respiratoires sont dévolues, selon toute apparence, à l'organe arborescent qui, par son volume considérable, paraît bien capable de les remplir à lui seul, il semble plus logique d'admettre que c'est à tort qu'on les a attribuées aux tubes ambulacraires. Ce qui, d'ailleurs, avait déterminé les auteurs à faire cette hypothèse était le mouvement de translation continu des éléments figurés qu'ils contiennent dans leur cavité ; mais ce mouvement me

paraît bien plutôt destiné à empêcher la prise en masse de ces éléments, à maintenir, en d'autres termes, ces éléments en suspension dans le liquide.

Les tentacules cependant, par leurs parois plus minces, par leurs arborisations multiples, par la position de leur partie interne dans un tissu conjonctif lacunaire en communication directe avec la paroi antérieure des vaisseaux intestinaux, pourraient bien faire exception et jouer un rôle important dans la respiration. D'ailleurs, dans l'espèce qui nous occupe, l'absence, dans le cul-de-sac tentaculaire, des fibres musculaires longitudinales qui existent dans les tubes ambulacraires internes indique déjà que leurs fonctions ne sont pas identiques.

Étudions maintenant le jeu de cet appareil tentaculaire. Nous diviserons pour cela la question en trois parties. Nous envisagerons :

1° L'érection du tentacule et sa contraction ;

2° L'inflexion dans l'œsophage de la couronne tentaculaire tout entière et son épanouissement ;

3° L'inflexion dans l'œsophage du tentacule pris individuellement et son relèvement.

L'érection s'obtient comme pour un tube ambulacraire ordinaire, mais ici, le cul-de-sac ne possédant pas dans sa paroi une musculature comme celle du tube ambulacraire interne, le liquide en est chassé par la pression, sur sa surface, du liquide de la cavité générale, comprimé lui-même par la tension de la paroi du corps. Quant à sa contraction, elle se fera par le relâchement de la tension du liquide de la cavité générale et la contraction des muscles du tentacule qui forcera le liquide aquifère à refluer vers le cul-de-sac.

L'inflexion dans l'œsophage de la couronne tentaculaire tout entière a lieu quand l'animal veut rentrer ses tentacules à l'intérieur du corps, quand l'animal, en un mot, veut passer de la quatrième à la première étape. Pour opérer ce mouvement, les tentacules commencent par se contracter, et, les fibres musculaires situées du côté interne se contractant plus fortement que celles du côté externe,

forcent les tentacules à s'incliner vers l'axe du corps. De plus, en se contractant, les tentacules distendent leurs culs-de-sac qui pénètrent entre les fleurons de la couronne où ils agissent mécaniquement comme des coins, et forcent, par suite, la circonférence de celle-ci à s'allonger. Les tractus péripharyngiens se tendent, entraînés par la couronne à laquelle ils sont rattachés, et déterminent la dilatation de l'œsophage, y préparant ainsi le logement des tentacules. De plus, l'extrémité inférieure de ceux-ci étant entraînée de dedans en dehors par l'anneau calcaire, tandis que le point où ils traversent la paroi du corps reste fixe, leur fait faire un mouvement de bascule qui augmente encore l'inflexion de leur extrémité vers l'axe du corps ; c'est alors seulement que les muscles rétracteurs, agissant simultanément avec le sphincter péritentaculaire, déterminent l'invagination de la région antérieure du corps et font pénétrer entièrement les tentacules dans la région de l'œsophage.

L'épanouissement de la couronne se fait par un procédé inverse. Les rétracteurs et le sphincter péritentaculaire se relâchent ; le liquide de la cavité générale est mis sous pression, l'aire tentaculaire se dévagine et les tentacules se redressent.

Quand les visiteurs de l'aquarium de Banyuls tombent en admiration devant le bac où les Cucumaria déploient leur panache tentaculaire : « Tiens, disent-ils au bout d'un instant d'observation, cet animal se suce les doigts. » Cette expression, triviale il est vrai, a du moins l'avantage de bien peindre le phénomène duquel nous allons parler à présent, et c'est pourquoi je la rapporte. Je veux parler de l'inflexion individuelle du tentacule dans l'œsophage et de son relèvement.

Si les fonctions respiratoires du tentacule ne sont pas démontrées, il n'en est pas de même de celles qu'il exerce dans la nutrition. C'est lui qui est chargé de récolter les aliments dans l'eau ambiante, et c'est pour se débarrasser de sa récolte que, de temps en temps, on le voit s'infléchir individuellement, pénétrer dans l'œsophage et en sortir un instant après.

Cette inflexion individuelle du tentacule s'opère à l'aide d'un processus identique à celui que nous venons de décrire pour la couronne tentaculaire tout entière ; mais, dans ce cas, ce sont seulement les parties qui sont en rapport avec le tentacule qui entrent en jeu. Il est donc inutile d'en donner une description spéciale.

SYSTÈME NERVEUX.

Historique. — La partie historique du système nerveux a été traitée dans les *Archives de zoologie expérimentale* de 1872, par Baudelot[1], et le titre du recueil et le nom de l'auteur suffisent pour qu'il soit inutile de faire l'éloge de ce travail ; aussi passerons-nous rapidement sur les premiers auteurs, dont les recherches y ont été exposées avec une autorité à laquelle nous n'oserions prétendre et insisterons-nous surtout sur les travaux plus récents.

Le système nerveux des Holothuries est, de tous les organes de ces animaux, celui qui est resté le plus longtemps inconnu. Tiedemann (p. 30)[2], en 1816, dans son remarquable ouvrage sur les Échinodermes, dit que, malgré toutes les recherches qu'il a faites, il n'a pu trouver aucune partie qui puisse être regardée d'une façon certaine comme étant le système nerveux ; mais que, chez les Holothuries conservées depuis longtemps dans l'alcool, il a trouvé, sur la face interne de l'anneau calcaire, de délicats filets blancs qui pénètrent dans les tentacules ; qu'il a, en outre, remarqué de semblables filets contre les muscles longitudinaux ; que le système nerveux paraît donc avoir son centre sur la face interne de l'anneau calcaire, et que ce centre a la forme d'un cercle d'où partent ces filets. Nous verrons que cet habile observateur avait par là indiqué exactement les parties principales du système nerveux.

Ce ne fut pourtant qu'en 1841 que Krohn[3], dans un travail sur la

[1] Baudelot, *loc. cit.*
[2] Tiedemann, *loc. cit.*
[3] Krohn, *loc. cit.*

disposition du système nerveux chez les Échinidés et les Holothuries, fit une étude plus approfondie sur ce sujet. Après avoir fait l'éloge de Tiedemann et constaté que toutes ses hypothèses étaient vérifiées, il remarque que les troncs nerveux radiaux sortent de la couronne calcaire par la même ouverture que les vaisseaux aquifères, avec lesquels il les croit intimement liés jusque près de l'ouverture du cloaque. Il remarque de plus que les troncs nerveux présentent un sillon médian qui les fait paraître doubles et indique l'existence de rameaux nerveux latéraux aux troncs radiaux dont le nombre correspondrait peut-être à celui des rameaux vasculaires se rendant aux tubes ambulacraires ; mais il n'a pu les suivre jusque dans les ventouses. Nous voyons donc que Krohn ajoute aux indications de Tiedemann la connaissance des nerfs des tubes ambulacraires, mais les filets nerveux des tentacules, que celui-ci avait indiqués, lui échappent ; il dit, en effet : « Il reste aux observateurs futurs qui s'occuperont des détails à décider si les filets nerveux sont distribués aux tentacules et aux couches musculaires du corps. »

M. de Quatrefages[1], dans son travail sur la *Synapta inhærens* (*Duvernæa, Quat.*) qui parut l'année suivante, s'exprime ainsi au sujet du système nerveux. « Malgré de nombreuses recherches, faites sur des animaux frais comme sur des individus conservés dans l'alcool, et en variant de toutes les manières les moyens d'investigation, il nous a été impossible de le découvrir. » Et se tenant dans une prudente réserve, il ajoute : « Nous ne tirerons aucune conséquence de l'inutilité de nos efforts ; nous exposons simplement le fait. » Il ne faut pas accuser M. de Quatrefages d'avoir ignoré l'existence des travaux des auteurs qui l'avaient précédés dans cette étude ; mais il considérait l'ensemble des résultats obtenus par ceux-ci comme basé sur des déductions tant soit peu hypothétiques et il ne voulait pas, en adoptant ces vues, donner une sanction à un problème qu'il

[1] Quatrefages (de), *loc. cit.*

considérait comme non résolu. « Des naturalistes d'un grand mérite, dit-il, ont dit l'avoir trouvé chez quelques-uns d'entre eux ; d'autres ont cru devoir attribuer aux organes décrits comme tels une tout autre signification. Il nous paraît difficile d'adopter l'une ou l'autre de ces opinions, et nous préférons rester, à cet égard, dans un doute philosophique (p. 81). »

J. Muller[1] (p. 117) n'imita pas ce sage exemple. Ayant, d'après ce qu'il a dit plus tard, poursuivi ses observations sur des animaux conservés d'une façon imparfaite, il ne trouva pas le système nerveux décrit par Krohn, et, étant arrivé à insuffler l'emplacement où Krohn avait indiqué celui-ci, admit l'existence de vaisseaux sanguins en son lieu et place. Il revint sur ces premières observations dans un travail qui parut la même année (1850, p. 125) et confirma finalement les observations de Krohn, auxquelles il ajouta la connaissance de branches nerveuses tentaculaires partant de l'anneau nerveux chez le *Psolus phantapus* et la *Synapta Beselii*. Il indiqua en outre ce fait important : que les troncs nerveux sont placés dans un étui auquel ils n'adhèrent que latéralement ; le tronc nerveux formant ainsi un ruban qui divise le canal qui lui sert d'étui en deux loges, l'une interne, l'autre externe par rapport à l'axe du corps, et que le nerf tentaculaire présente les mêmes particularités. De plus, Muller indiqua l'existence de filets nerveux allant à la périphérie.

Baur[2], dans les recherches qu'il fit sur la *Synapta digitata* (1864), indiqua chez ces animaux un système nerveux formé d'un anneau central d'où partent cinq branches radiales et des nerfs tentaculaires qu'il n'a pu suivre entièrement. Il confirme donc l'opinion des auteurs précités, mais il prétend, en outre, que l'anneau et les troncs nerveux sont constitués comme de véritables tubes et qu'il existe, par conséquent, un canal au centre des troncs nerveux. Ce sont, sans doute, ces opinions, comme nous le verrons plus tard,

[1] Muller (J.), *loc. cit.*
[2] Baur, *loc. cit.*

qui conduisirent Semper à ses interprétations fausses sur le système nerveux des Dendrochirotes.

Selenka[1], dans le travail qu'il fit paraître en 1867, passe, pour une raison qui m'échappe, le système nerveux entièrement sous silence.

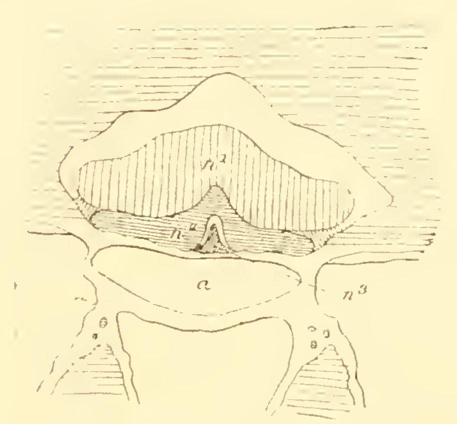
C'est alors que parut le travail de Semper[2], travail qui est encore de nos jours l'ouvrage le plus considérable qui ait été produit sur l'étude des Holothuries. Par un nouveau moyen d'investigation, Semper, qui fut, en effet, un des premiers qui appliqua avec fruit la méthode des coupes à l'étude de ces animaux, décrivit un système nerveux beaucoup plus compliqué que celui qu'on avait indiqué jusqu'ici. Il indiqua l'existence d'un nerf pharyngien partant du cercle péribuccal ainsi que celle des nerfs de la paroi, que Baur n'avait pu voir, et trouva que le tronc nerveux radial était formé tantôt de trois, tantôt de quatre bandelettes superposées, dont l'interne ne serait séparée du vaisseau aquifère radial que par une mince paroi.

Pour lui, chez les Aspidochirotes (*Holothuria impatiens*, *erinaceus*, *Stichopus variegatus*) et chez les Apodes (*Molpadia, Haplodactyla molpadioïdes*) le nerf radial consisterait en trois bandes plates numérotées de dehors en dedans n_1, n_2, n_3 (Semper, pl. XXXVIII, fig. 2), séparées l'une de l'autre par un mince septum de tissu conjonctif; la bande n_3 formant sur la ligne médiane de sa face externe une saillie qui s'enfonce dans une dépression correspondante de la bande n_2, et celle-ci présentant une saillie analogue s'enfonçant dans la bande n_1. Il insiste sur la nature nerveuse de la bande n_2, qui ne lui paraît pas contestable après l'étude du *Cucumaria japonica*, et note ce fait, sur lequel nous reviendrons, que la bande n_3 est toujours plus homogène que les autres, qu'elle est de couleur jaune chez les exemplaires conservés dans l'alcool et n'offre aucun indice de contenu cellulaire, tandis qu'il indique la présence de

[1] SELENKA, *loc. cit.*
[2] SEMPER, *loc. cit.*

cellules dans les bandes n_1 et n_2. Il mentionne nettement l'existence de la lamelle conjonctive séparant n_1 et n_2, mais il prétend que le nerf n'est pas contenu dans un canal, que cette idée est basée sur une simple hypothèse (p. 148) et que Muller est revenu lui-même sur l'erreur qu'il avait commise en insufflant le tube nerveux.

Je ne sache pas que Muller ait nié l'existence du canal périnervien; il est bien revenu sur une erreur (1850, p. 125), comme je l'ai indiqué plus haut, mais il n'arrive pas aux conclusions que Semper veut bien lui attribuer; il admet, au contraire, parfaitement l'existence d'un étui que le tronc nerveux partage en deux loges.



Coupe transversale du radius d'une Holothurie, d'après Semper.

Après avoir nié l'existence de tout vaisseau sanguin dans le voisinage du tronc nerveux radial, Semper indique les nerfs qui en partent pour les tubes ambulacraires et pour la paroi du corps.

Chez les Dendrochirotes, on trouverait encore, d'après Semper, trois bandes nerveuses; mais la bande n_3 serait séparée du vaisseau aquifère non plus seulement par un mince septum conjonctif comme précédemment, mais par un ensemble de lacunes qui sont peut-être des vaisseaux sanguins, mais qui pourraient bien appartenir au nerf particulier avec lequel elles sont si intimement liées, c'est-à-dire avec n_3, et finalement il les indique (p. 148) par la lettre n_4 (Semper, pl. XXXVIII, fig. 5).

En ce qui concerne les nerfs allant à la périphérie, il distingue, pour les Dendrochirotes, ceux se rendant aux tubes ambulacraires, et ceux de la paroi du corps; les premiers seraient formés par des branches sortant de n_1 et de n_3; n_2 ne prendrait pas part à cette formation. Il n'a pu voir l'endroit où se termine ce nerf, mais tient pour certain qu'il ne va pas jusqu'à la ventouse. Sur la paroi du vaisseau aquifère du tube ambulacraire, il indique une dépression correspon-

dante au trajet de cette branche nerveuse (pl. XXXVIII, fig. 9 *e*, Semper) ; les seconds, ceux se rendant à la paroi du corps seraient probablement formés par n_2 ; mais il n'a pu voir leur départ du tronc radial. Ces nerfs se perdraient dans un lacis de fins faisceaux nerveux.

Il décrit ensuite (p. 150), l'anneau nerveux du *Cucumaria Japonica* et pense que ceux de tous les Pneumophores sont de même (pl. XXXIX, fig. 1).

Dans le voisinage du pharynx, avant d'arriver à l'anneau nerveux, les nerfs radiaux présenteraient encore leurs quatre bandes n_1 n_2 n_3, n_4 ; mais là, n_2 et n_4 se rejoignant, formeraient un tuyau dans lequel la bande n_3 serait alors contenue, et ce tuyau serait terminé en cæcum sous l'anneau. De ce cæcum partiraient deux courtes ramifications allant aboutir à des corps en forme de mûres. La bande n_1 au contraire se continuerait, fibres et cellules, jusqu'au collier nerveux où elle se renflerait et présenterait à son extrémité dans le radius un bec recourbé de bas en haut (p. 151). Il ne se prononce pas d'une façon catégorique sur la nature nerveuse des corps en forme de mûre, mais dit qu'ils renferment une matière gélatineuse analogue à n_3 et qui, d'après de bonnes coupes, semble y faire suite.

Plus loin il remarque que n_1, vers l'extrémité inférieure de l'animal, est en rapport avec un espace libre situé sur sa face externe et que, vers cette extrémité, le tube n_2 n_4 disparaît en tant que tube. Il dit de plus (p. 151) que, tandis que les nerfs tentaculaires proviennent uniquement de n_1, les nerfs des tubes ambulacraires résultent de la fusion de n_1 et n_2, ce qui semble être en contradiction avec ce qu'il avait dit précédemment (p. 149), en indiquant que ces nerfs résultaient de la fusion de n_1 et n_3.

Semper indiqua, en outre, l'existence de filets nerveux péribuccaux et d'un nerf œsophagien partant du collier nerveux et dépendant par conséquent de n_1.

Tels sont les faits contenus dans le travail de Semper et nous verrons, en exposant le résultat de nos recherches, que s'il ne fut pas

heureux dans ses interprétations, il eut du moins le mérite d'indiquer beaucoup de points importants qui avaient échappé à ses prédécesseurs et qui restèrent en partie inconnus à ceux qui suivirent.

Greeff[1] et Teuscher[2], qui vinrent ensuite, indiquèrent l'existence d'un canal subnervien à l'exclusion de tout autre et d'une lacune dépendant du système sanguin, située dans la cloison qui sépare ce canal du vaisseau aquifère radial, mais qui, d'après Teuscher, n'existerait pas toujours (*Doliolum*). Suivant celui-ci, le canal subnervien enverrait une branche à chaque tube ambulacraire, mais l'espace libre indiqué par Semper sur la face externe du tronc nerveux n'existerait pas, si ce n'est dans le voisinage du collier nerveux où le tronc nerveux radial serait entièrement libre dans un conduit. Il indique, en outre, que la lamelle conjonctive séparant en deux parties le tronc nerveux radial enroule ses fibres autour de ce tronc et que la partie externe de celui-ci est parcourue par des fibres conjonctives qu'il considère comme des organes de protection contre la pression, mais nie toute communication entre ces fibres et les cellules qui recouvrent la face externe du tronc nerveux. Ces cellules (que Semper avaient indiquées), présentent plusieurs assises sur deux lignes longitudinales symétriquement placées par rapport au plan radial; il avoue n'avoir pu juger si ces cellules sont nerveuses ou non. Il indique en outre des cellules disséminées dans le tronc nerveux. Pour lui, les nerfs allant aux tubes ambulacraires ne seraient formés que par la portion externe du tronc nerveux, et les nerfs allant à la paroi du corps sortiraient de la face externe de celle-ci.

M. Jourdan[3], dans ses recherches sur l'histologie des Holothuries donne quelques appréciations sur certains points de l'anatomie de ces animaux. C'est ainsi qu'il indique dans la paroi du corps un

[1] Greef (R.), *Ueber den Bau der Echinodermen*, in *Sitzungberichten der Gesellsch. z. Beforderung d. Ges. Naturwissensch. zu Marburg*, 1871-1872-1876-1879.

[2] Teuscher (R.), *loc. cit.*

[3] Jourdan, *loc. cit.*

espace renfermant de nombreux corpuscules de la cavité générale (Jourdan, p. 19, pl. I, fig. 1, *l*), mais il ne semble pas avoir soupçonné l'existence d'une lacune dans la paroi du vaisseau aquifère. En outre, il n'admet l'existence ni du canal subnervien, ni celle de l'espace extranervien, et n'a pas trouvé la lamelle conjonctive qui sépare le tronc nerveux en deux bandes. Les cellules situées à la périphérie du tronc sont des cellules nerveuses unipolaires (p. 21). Il entre ensuite dans une description très complète de la constitution histologique des filets nerveux de la paroi.

Dans plusieurs travaux dont le premier parut la même année que celui de M. Jourdan, Otto Hamann[1] indique les cellules unipolaires recouvrant le tronc nerveux comme conjonctives jouant là un rôle de soutien. Les cellules situées dans l'intérieur du tronc seraient seules des cellules ganglionnaires et existeraient aussi dans le collier nerveux. Les deux bandes du tronc radial n'existeraient pas aux deux extrémités de l'ambulacre par suite de la disparition de la lamelle conjonctive qui les sépare. Il indique en outre des filets nerveux longitudinaux dans l'estomac et l'intestin, mais ne sait s'ils sont en rapport avec le collier nerveux. En ce qui concerne la terminaison des nerfs des tubes ambulacraires, il la figure comme étant en rapport direct avec l'épithélium très élevé du disque terminal.

Semon Richard [2] confirme la plupart des faits précédemment indiqués ; mais, pour lui, la lamelle conjonctive intranervienne est une cloison formée par des cellules placées jointivement sur une seule couche et non pas formée de fibres conjonctives. Il fait remarquer que les cellules qui recouvrent le tronc radial n'existent pas sur l'anneau nerveux et est d'avis qu'elles ne sont pas nerveuses. Il parle ensuite de deux lignes de cellules s'étendant sur la face externe du tronc nerveux et paraît s'étonner que cette disposition, qui se reconnaît même par l'observation directe sans qu'il soit nécessaire de faire de coupe, ait échappé aux observateurs jusqu'ici. Nous serions en

[1] Hamann (O.), *loc. cit.*
[2] Semon (R.), *loc. cit.*

droit de nous étonner nous-même qu'il n'ait pas eu connaissance du travail de Teuscher qui parut quelques années auparavant, précisément dans ce même *Zeitschrift* d'Iéna où Semon publia son premier travail et dans lequel cette particularité avait été mentionnée.

SYSTÈME NERVEUX [1]. — DESCRIPTION.

Maintenant que nous connaissons d'une façon générale comment chaque auteur a cru devoir interpréter ses observations, nous allons exposer le résultat de nos propres recherches en rendant à chacun ce qui lui est dû et en nous efforçant de bien montrer que les divergences d'opinion qui semblent être si considérables quand on n'analyse que succinctement les travaux qui ont été écrits sur cette question, tombent devant un examen plus attentif et qu'elles ne sont souvent dues qu'à des états spasmodiques différents des sujets soumis à l'observation.

Toutes les parties du système nerveux situées dans la paroi du corps semblent en effet affecter des rapports différents selon qu'on les examine chez un animal contracté ou chez un animal distendu. Tel canal qui montrera sur les coupes une lumière béante chez les uns, ne présentera, chez les autres, qu'une lumière oblitérée par suite de l'accolement de ses parois; d'où résulte la nécessité absolue, pour se rendre un compte exact de la constitution de ces parties, de les examiner dans ces deux états.

Ce que je vais dire se rapporte à toutes les Holothuries de l'ordre des Pedata que j'ai pu observer ; mais, pour rendre l'exposé plus clair, je prendrai comme type la *Cucumaria Planci*, espèce qui se rencontre en abondance sur les côtes de France. Ceux pour qui la question présenterait quelque intérêt, pourront ainsi se procurer facilement les animaux nécessaires pour vérifier les observations qui vont suivre.

[1] HÉROUARD (E.), *Note sur le système lacunaire et le système nerveux des Holothuries*, in *Comptes rendus*, 1887, 19 décembre.

Ainsi que le soupçonna Tiedemann, le système nerveux se compose dans son ensemble de cinq troncs ambulacraires réunis à leur extrémité supérieure par un anneau commissural entourant l'ouverture buccale. Des troncs nerveux ambulacraires partent latéralement des branches, les unes allant aux tubes ambulacraires quand ils existent (Krohn), et les autres se rendant à la périphérie (Muller, Semper, Teuscher, Jourdan, Hamann).

Du collier nerveux péribuccal partent les branches pour les tentacules dont l'existence, soupçonnée par Tiedemann et confirmée par Muller, resta inconnue à Krohn, et des branches allant à la périphérie de l'ouverture buccale et au tube digestif (Semper). Telles sont dans leur ensemble les parties constituantes du système nerveux des Holothuries.

Pour étudier ces parties en détail, nous les examinerons d'abord en coupe transversale et nous les considérerons ensuite dans leur ensemble.

Si nous faisons passer une coupe perpendiculairement à la direction d'un ambulacre (p. 611) dans la région moyenne du corps d'un animal contracté, nous trouvons les trois zones indiquées dans l'étude que nous avons faite du tégument, à savoir : une zone externe en conjonction (p. 611, x), une zone moyenne ou cellulaire (p. 611, x'), et une zone interne ou musculaire (p. 611, x''). Sur la face externe de cette dernière repose une couche particulière qu'on peut considérer comme appartenant à la zone moyenne et qui se fait remarquer par la grande quantité d'éléments nerveux qui se trouvent contenus dans sa trame conjonctive et que nous avons appelée pour ce motif la couche nerveuse de la paroi (p. 611).

Au niveau du radius, cette couche nerveuse présente une dilatation assez considérable déterminée par la présence de loges résultant de l'écartement des fibres conjonctives qui en dépendent. Tandis que la couche nerveuse adhère en tous points à la zone muscu laire dans les interradius, elle en est séparée au niveau de cette dilatation, et cette espèce de décollement constitue une lacune (p. 611, λ),

qui semble ainsi creusée dans la paroi qui sépare les loges de la couche nerveuse (α) de la lumière du vaisseau aquifère radial (q). Cette paroi paraît ainsi comme délaminée, et la cavité de cette délamination contient un coagulum homogène coloré en jaune chez les animaux conservés dans l'alcool et qui possède une élection considérable pour le carmin. Ce coagulum contient, de place en place, des éléments cellulaires qui rappellent en tous points les éléments qui se rencontrent dans le liquide sanguin ; mais ces éléments cellulaires sont rares. Il arrive parfois que le coagulum est enlevé par le rasoir en faisant la coupe, et la lacune se présente alors béante, semblant résulter d'un déchirement artificiel ; mais il n'en est rien, car l'existence du coagulum dans les coupes bien réussies prouve pertinemment que cette lacune n'est pas un organe fabriqué artificiellement.

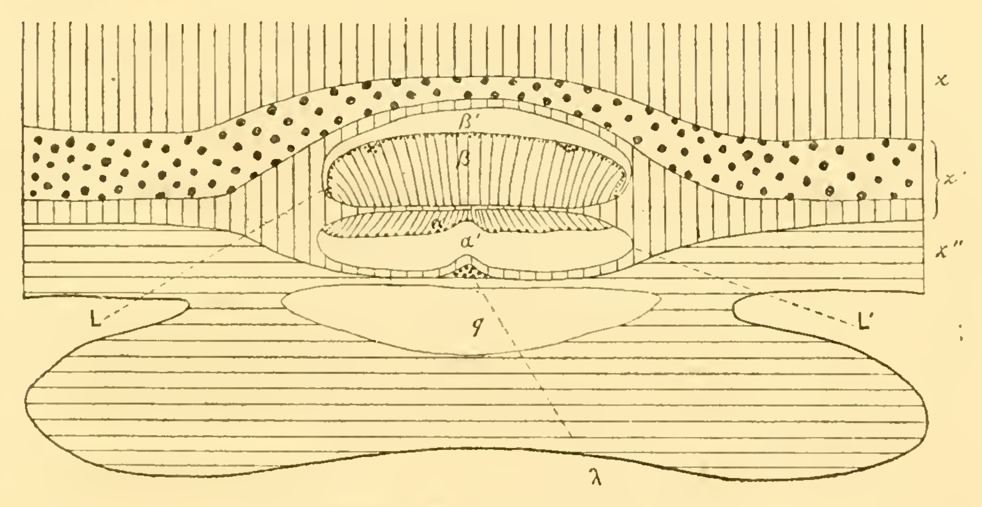
Si l'on compare ces résultats avec ceux indiqués par M. le docteur Prouho [1] dans son étude sur le Dorocidaris, on est frappé de la ressemblance que présente cette lacune avec la lacune radiale de celui-ci. Même contenu, mêmes rapports. Nous avons là, à n'en pas douter, le représentant exact de la lacune radiale des oursins. Nous l'appellerons donc la *lacune radiale* (pl. XXIX, fig. 8).

Revenons maintenant à la dilatation de la couche nerveuse. Les loges contenues dans cette dilatation sont au nombre de deux, superposées de dedans en dehors (p. 611, L et L'). Elles sont séparées l'une de l'autre par une cloison conjonctive transversale, et occupent à peu près toute l'épaisseur de la dilatation. Ces loges, comme nous l'avons dit, sont creusées dans le tissu conjonctif de la couche nerveuse. La cloison qui les sépare, et que nous appellerons pour ce motif la *cloison interloculaire*, est formée de fibres conjonctives serrées et se continuant sur ses bords avec celles qui appartiennent à la couche nerveuse ; mais ces fibres, étant beaucoup moins serrées dans cette couche que dans la cloison, divergent en quittant celle-ci ; les unes s'enroulent sur le pourtour de la loge

[1] Prouho (H.), *Recherches sur le Dorocidaris papillata*, etc., in *Archives de zoologie expérimentale*, 1888.

externe; les autres, sur celui de la loge interne; et celles comprises entre ces deux positions se continuent directement dans la couche nerveuse. On trouve de place en place dans cette cloison les noyaux des cellules conjonctives qui la forment. La loge interne est ainsi limitée du côté interne par une mince paroi conjonctive formée par une partie très amincie de la couche nerveuse qui la sépare de la lacune radiale, latéralement par la couche nerveuse elle-même et du côté externe par la cloison interloculaire.

Cette loge interne (L′) est occupée par deux organes, à savoir: par



Coupe transversale schématique du radius.

une bande nerveuse et par un canal. La bande nerveuse (p. 611, α) est accolée contre la cloison interloculaire; elle est aplatie et n'occupe que le tiers environ de la hauteur de la loge; elle présente en son milieu une échancrure et est parcourue dans son épaisseur par des éléments conjonctifs partant de son bord libre et allant aboutir à la cloison interloculaire, entre lesquels sont disposées des fibres nerveuses rencontrées transversalement sur la coupe ainsi que des cellules nerveuses disséminées irrégulièrement. Les deux tiers de la loge restés libres sont occupés par la lumière du canal que nous appellerons le *canal subnervien* (p. 611, α′), et qui est par suite en rapport, du côté interne, avec la lacune radiale (λ), latéralement avec la couche nerveuse et du côté externe avec la bande nerveuse interne (α).

Il est bordé par un épithélium qui présente des cellules arrondies au contact de la bande nerveuse et chevauchant l'une sur l'autre de chaque côté de son échancrure, tandis que sur tout le reste du canal il est très aplati. Cet épithélium rentre dans la catégorie de celui que nous avons déjà rencontré dans le vaisseau aquifère. C'est lui qui envoie dans la bande nerveuse les filets conjonctifs qui la traversent et qui servent de support aux fibres nerveuses; jouant ainsi le rôle de nevrilème au même titre que celui des vaisseaux aquifères jouait le rôle de myolème. On pourrait donc considérer le canal subnervien comme une simple lacune creusée dans le tissu conjonctif et sur le bord de laquelle les cellules conjonctives se différenciant formeraient un revêtement cellulaire.

Notre canal subnervien correspond à l'espace périnervien du Dorocidaris. Cette homologie n'est pas douteuse; les rapports qu'il présente en font foi.

La loge externe (L) est notablement plus spacieuse que la loge interne, elle est limitée du côté interne par la cloison interloculaire, du côté externe par le bord externe de la couche nerveuse très amincie à ce niveau, et latéralement par la couche nerveuse. Elle présente, comme la loge interne, deux parties à considérer, à savoir: une bande nerveuse et un espace libre.

Nous appellerons cette bande nerveuse la *bande nerveuse externe* (p. 611, β; pl. XXVIII, fig. 1, β; pl. XXVII, fig. 7 et 8, β). Elle est accolée à la cloison interloculaire, présente une épaisseur à peu près double de celle de la bande interne et offre une constitution à peu près semblable; des filets conjonctifs la traversent dans toute sa hauteur et viennent aboutir perpendiculairement sur la cloison interloculaire par une dilatation conique, et, dans les interstices de cette trame conjonctive, se trouvent les fibres nerveuses rencontrées transversalement sur les coupes et présentant de place en place des cellules nerveuses. Le tiers de la loge, resté libre, représente ce que nous appellerons l'*espace extranervien* (p. 611, β'). Il offre, sur son pourtour, un épithélium conjonctif présentant les mêmes particularités

que celui du canal subnervien. Les cellules qui recouvrent la bande nerveuse sont globuleuses et fournissent les filets conjonctifs qui traversent celle-ci. En deux points, symétriquement placés par rapport au plan radial, ces cellules chevauchant l'une sur l'autre, forment deux îlots qui divisent le bord de la bande nerveuse en trois parties à peu près égales.

Nous voyons que la bande nerveuse interne et la bande externe sont accolées dos à dos et ne sont séparées l'une de l'autre que par la cloison interloculaire (pl. XXVIII, fig. 1; pl. XXVII, fig. 7 et 8, *y*). C'est cet ensemble qui représente ce qu'on a coutume d'appeler le tronc nerveux radial chez les Holothuries. Les bandes nerveuses étant toutes deux atténuées latéralement, la section du tronc nerveux présente une forme ovalaire qui semble suspendue transversalement au milieu d'une vaste lacune formée par la réunion des deux loges, mais celles-ci sont séparées l'une de l'autre par la cloison interloculaire et le canal subnervien (α') ne se continue pas en réalité avec l'espace extranervien (β').

Ce tronc nerveux radial des Holothuries (pl. XXIX, fig. 8) est-il l'homologue de celui des Oursins ? Non, c'est la bande nerveuse externe seule qui doit être considérée comme telle. La bande interne est particulière aux Holothuries; elle ne se rencontre pas chez les autres Échinodermes. Ainsi, chez le Dorocidaris, par exemple, le tronc radial est séparé du canal subnervien (espace périnervien) non plus par une bande nerveuse, mais simplement par une mince couche de tissu conjonctif qui représente exactement notre cloison interloculaire.

Il faut remarquer, en outre, que notre bande nerveuse externe ne représente que la partie interne du tronc radial du Dorocidaris. Celui-ci, en effet, est formé par un tube creux présentant une cavité appelée espace intranervien par M. Prouho. Cet espace intranervien correspond à notre espace extranervien. Chez les Holothuries, en effet, le bord externe de cet espace ne contient pas d'éléments pouvant lui faire donner le titre de nerveux; il est simplement formé

par la paroi conjonctive limitant la loge externe; cet espace ne peut donc plus être appelé espace intranervien.

Considérons maintenant comment se présentent ces différentes parties dans la longueur du radius (pl. XXVI, fig. 8).

La couche nerveuse de la paroi s'étend sur tout le pourtour du corps; à l'extrémité supérieure, elle vient aboutir à la paroi externe du sinus périœsophagien et présente, sur toute la longueur des ambulacres, la dilatation que nous avons rencontrée dans la coupe transversale.

La lacune radiale s'étend de même de l'extrémité inférieure du corps à l'extrémité supérieure; mais, au lieu de s'arrêter là, comme les organes contenus dans la couche nerveuse, elle se continue en se recourbant de dehors en dedans et de haut en bas et se place dans la cloison qui sépare le sinus périœsophagien du vaisseau aquifère; nous l'avons déjà indiquée dans cette région dans la description du bulbe aquo-pharyngien. Elle présente la même structure dans toute sa longueur; elle apparaît toujours comme une lacune creusée dans le tissu conjonctif et offrant le même contenu.

Les deux loges creusées dans la dilatation de la couche nerveuse courent d'un bout à l'autre de l'ambulacre.

La loge interne vient se terminer en cæcum (0) contre la paroi du sinus péribuccal (*K'*, pl. XXVI, fig. 8) qui présente, en ce point, une dépression correspondante ; de telle sorte qu'il semblerait qu'il y ait eu primitivement communication entre la loge interne et la cavité générale et que cette petite invagination n'est qu'un témoin de l'oblitération de l'orifice faisant communiquer les deux cavités. Quoi qu'il en soit, j'ai constaté que, chez l'adulte, cette communication n'existe pas, et cela aussi bien par les coupes que par l'observation directe. Pour faire cette constatation directe, il suffit d'abandonner une Cucumaria dans de l'eau de mer non renouvelée. Cette eau ne tarde pas à présenter des propriétés insuffisantes à la respiration de l'animal, dont les téguments perdent de l'énergie et, ne trouvant plus dans la quantité d'eau qu'il absorbe d'ordinaire par l'anus

la proportion d'oxygène nécessaire aux échanges respiratoires, il s'en gonfle démesurément, espérant ainsi trouver, dans une quantité d'eau plus grande, le volume d'oxygène dont il a besoin ; aussi la paroi du sinus péribuccal étant moins résistante que celle du corps, se distend-elle sous cette pression interne et forme-t-elle un bourrelet volumineux autour de la bouche. Il suffit alors de fixer l'animal dans cette position, d'inciser ensuite cette paroi au niveau d'un radius et, en écartant les bords de cette incision, on aperçoit l'invagination indiquée au niveau de la ligne séparant le sinus péripharyngien proprement dit du sinus péribuccal, et on constate qu'elle est formée par un cæcum.

Tandis que la loge interne se présente au milieu de l'ambulacre occupée par la bande nerveuse interne, elle ne montre plus à son extrémité orale que la lumière du canal subnervien ; la bande nerveuse interne a complètement disparu de la lumière (pl. XXVII, fig. 6, α'), et ce canal occupe la loge tout entière, ne présentant plus, sur son côté externe, un épithélium conjonctif globuleux comme aux endroits où la bande nerveuse existe, mais formé d'éléments offrant l'aspect de la cellule conjonctive ordinaire. C'est qu'en effet, la bande nerveuse n'existant plus, l'épithélium conjonctif à prolongements n'avait plus de raison d'être puisqu'il était simplement destiné à servir de substratum aux fibres nerveuses, et il est revenu à la forme de laquelle il s'était différencié.

Comment se termine donc supérieurement la bande nerveuse interne ?

Nous avons vu, sur la coupe transversale, que cette bande présente sur sa face interne une échancrure médiane. Cette échancrure était la trace d'un sillon creusé sur la ligne médiane de cette face et qui devient de plus en plus profond à mesure qu'on s'avance vers l'extrémité supérieure (pl. XXVII, fig. 8 et 7), si bien qu'en arrivant au niveau de l'aire tentaculaire, cette bande nerveuse se trouve entièrement séparée en deux cordons symétriques par rapport au plan radial, et ces deux cordons, divergeant de plus en plus, finissent

bientôt par former une fourche (pl. XXVII, fig. 7, 6, α). En outre, les deux cordons ne continuent pas leur course dans la même direction que le canal subnervien, mais se recourbent de dehors en dedans et de haut en bas, en conservant toujours une position symétrique par rapport au plan radial, et en enfourchant, dans leur intervalle, le canal subnervien qui, lui, continue sa course jusqu'au sinus péripharyngien.

Les cordons nerveux se subdivisent ensuite, et une coupe à ce niveau les laisse voir formant, de chaque côté du vaisseau aquifère, des îlots ovalaires contenant un réseau conjonctif, dans les mailles duquel courent les fibres nerveuses (pl. XXVII, fig. 6 et 5, α). Cette subdivision s'accentue de plus en plus et, à la hauteur du sommet du fleuron radial, on retrouve, inclus dans le tissu conjonctif, des îlots en bien plus grand nombre. Enfin, ces cordons, continuant à se diviser, vont aboutir au point d'insertion des muscles longitudinaux à la couronne calcaire où on les perd.

Nous voyons donc que la bande nerveuse interne qui, sur le trajet de l'ambulacre, se présente sous la forme de ruban, se termine supérieurement par deux gerbes nerveuses symétriques, dont les extrémités se perdent dans les faisceaux musculaires longitudinaux ; que ces gerbes sont incluses dans le tissu conjonctif de la partie supérieure du bulbe, et que les divisions de celles-ci ne présentent plus l'épithélium globuleux, à prolongements conjonctifs, qui existait sur la bande nerveuse, mais qu'elles possèdent néanmoins un réseau conjonctif de soutien provenant du tissu conjonctif qui les entoure.

La cloison interloculaire existe dans toute la longueur de l'ambulacre et se soude, supérieurement, à la paroi du sinus périœsophagien au-dessus de l'invagination qui correspond au canal subnervien. Elle présente, dans toute sa longueur, une structure analogue à celle que nous avons indiquée sur la coupe transversale et est en rapport, dans toute sa longueur, avec la bande nerveuse interne sauf au niveau de l'aire tentaculaire où, par suite de la disparition de celle-ci, elle est accolée directement au canal subnervien.

La loge externe court aussi dans toute la longueur de l'ambulacre et va aboutir à la paroi du sinus péribuccal ; là, les loges externes sont réunies toutes ensemble par un espace creux, annulaire, péribuccal, accolé contre la paroi du sinus et creusé, comme elles, dans le tissu conjonctif de la couche nerveuse qui se termine à ce niveau.

Les bandes nerveuses externes occupent ces loges dans toute leur longueur ; elles se terminent inférieurement en s'atténuant graduellement et en fournissant les branches aux dix tubes ambulacraires périanals, tandis que, supérieurement, elles aboutissent à l'anneau nerveux qui, lui, est tout entier contenu dans l'espace creux, péribuccal, qu'il ne remplit pas entièrement (pl. XXVI, fig. 6, *n'*, *n*; et pl. XXVII, fig. 8 et 7, β) ; l'espace extranervien, qui existe aussi sur toute la longueur de chaque bande nerveuse externe, se continue ainsi au-dessus de l'anneau nerveux.

D'après ce qui précède, nous voyons que ce qu'on a l'habitude d'appeler le tronc nerveux radial ne se présente pas formé des mêmes parties sur toute la longueur de l'ambulacre. Tandis qu'il est composé de deux bandes nerveuses accolées dos à dos et séparées par la cloison interloculaire dans la presque totalité de sa longueur, il n'offre plus, au niveau de l'aire tentaculaire, que la bande nerveuse externe accolée à cette cloison, et c'est dans cette partie seulement qu'il pourrait être considéré comme l'homologue réel du nerf radial des autres Échinodermes.

De la description qui précède, il ressort donc que :

1° Il existe une couche nerveuse dans la paroi du corps ;

2° Il existe une lacune radiale comprise entre le vaisseau aquifère et le canal subnervien ;

3° Il existe un canal subnervien qui ne communique pas avec la cavité générale, tout au moins chez l'adulte ;

4° Le tronc nerveux radial est formé de deux bandes nerveuses distinctes ;

5° Une lamelle conjonctive sépare ces deux bandes ;

6° La bande nerveuse interne, au lieu de disparaître à sa partie supérieure, s'écarte de la bande externe en se bifurquant et n'est pas en rapport avec le collier nerveux péribuccal ;

7° Il existe un espace extranervien.

Maintenant que nous connaissons les différents organes qui se trouvent dans un radius, prenons chacun d'eux en particulier et voyons dans quelle mesure les opinions qui ont été émises sur eux sont en contradiction ou en concordance avec celles que nous avons exposées.

Lacune radiale. — Quoique la lacune radiale dépende du système lacunaire général, nous allons nous en occuper dès à présent, car il est presque impossible d'en séparer l'étude de celle du tronc nerveux radial.

Comme nous l'avons indiqué dans l'aperçu bibliographique que nous avons donné plus haut, outre les bandes nerveuses n_1 et n_2, qui représentent respectivement notre bande nerveuse externe, et la bande interne du tronc radial, Semper admet encore comme nerveuses d'autres parties qu'il note n_3 et n_4; cette dernière ne se rencontrant pas, toutefois, chez les Aspidochirotes.

Comment ces données peuvent-elles correspondre à la description que nous avons faite de cette région ?

En lisant attentivement l'ouvrage de Semper, on ne tarde pas à se persuader que, tout en attribuant à n_3 et n_4 une nature nerveuse, il ne cesse pas d'en douter quelque peu, et qu'il ne leur confère celle-ci qu'après avoir fait quelques tentatives pour les rattacher au système sanguin ou bien encore au tissu conjonctif (p. 148 et 152). Si l'on compare les figures 2, 5, 8 et 12 de sa planche XXXVIII avec les nôtres, il est facile d'homologuer les parties correspondantes ; n_1 et n_2 représentent les deux bandes du tronc nerveux radial. Quant à n_3 et n_4, elles indiquent, suivant les figures auxquelles on s'adresse, tantôt la paroi du canal subnervien, tantôt la lacune radiale elle-même.

Le canal subnervien, duquel Semper ne parle pas, est cependant

représenté dans ses figures. Dans la figure 2 de la planche XXXIX, par exemple, il est des plus apparents, et n_4 représente là, à n'en pas douter, la lacune radiale. Dans les figures 5, 7 et 8 de la planche XXXVIII, ce canal est figuré avec la plus grande netteté. Dans la figure 2 de la même planche, qui se rapporte, non plus à une Cucumaria mais à une Holothuria, la lumière est moins apparente parce que la paroi est plus contractile chez ces animaux, ainsi que je l'ai constaté, mais elle y est encore représentée néanmoins, entre n_2 et n_3 et, là, n_3 représente avec la plus grande netteté la lacune radiale.

Le texte, d'ailleurs, n'est pas moins concluant que les figures. Le coagulum, qui se rencontre dans les coupes de la lacune radiale, présente toutes les particularités que Semper indique pour la bande nerveuse n_3 chez les Holothuria. Il est coloré, comme elle, en jaune dans les exemplaires conservés dans l'alcool (p. 148) et est homogène, n'offrant que peu ou pas de contenu cellulaire ; la paroi conjonctive, qui le sépare du vaisseau aquifère, est extrêmement mince et revêtue, dans la lumière de celui-ci, d'un épithélium très aplati, tandis qu'elle n'en présente pas dans l'intérieur de la lacune (Semper). Semper n'a donc pas été trompé, comme le dit Teuscher [1], par une coupe rencontrant la même bande nerveuse en plusieurs endroits par suite d'un plissement de celle-ci, résultant de la contraction de l'animal ; les coupes ont, au contraire, été parfaitement bien menées, mais l'interprétation a été malheureuse. Voilà tout.

Il n'en est pas moins vrai que Semper indiqua, dans le voisinage du vaisseau aquifère ambulacraire, l'existence d'un organe qui n'avait pas même été soupçonné par les auteurs qui s'étaient occupés de ces animaux avant lui et qui échappa même à ceux qui s'en occupèrent après, si on en excepte Semon, Greff et Teuscher. Cependant, cet organe, auquel il est difficile d'attribuer des fonctions précises dans l'état actuel de nos connaissances, présente une réelle importance au

[1] Teuscher, *loc. cit.*

point de vue morphologique, car c'est évidemment l'homologue de la lacune radiale des Oursins. Ce qui est aujourd'hui incontestable, c'est que cette lacune existe. Si elle n'a pas été vue par tous les observateurs, c'est qu'à l'état de vacuité, comme ses parois sont dépourvues de revêtement cellulaire, elles peuvent s'accoler l'une contre l'autre et sa lumière peut passer ainsi complètement inaperçue. On se rend bien compte de ce fait quand, sur une coupe, le coagulum qui remplissait sa lumière a été enlevé. C'est, assurément, pour cette raison que MM. Jourdan et Hamann ont entièrement passé sous silence la lacune radiale, et que Teuscher ne l'a pas trouvée chez toutes les espèces, dans le *Cucumaria doliolum*, par exemple ; car il m'est arrivé parfois de constater l'absence apparente de cette lacune chez des espèces pour lesquelles des observations précédentes ne me laissaient aucun doute sur son existence.

Il est certain, d'ailleurs, que si cette lacune est remplie par un liquide suffisamment fluide, les contractions de l'animal doivent avoir une action directe sur sa présence dans sa cavité au même titre que pour le contenu des vaisseaux aquifères.

Si nous nous rappelons, en effet, que les muscles circulaires de la paroi du corps viennent précisément prendre leurs insertions sur les bords de la cloison qui contient cette lacune, nous comprendrons que les contractions de ces muscles, en tendant cette cloison, aient pour effet de rapprocher l'une de l'autre les deux parois de cette lacune, et, par suite, de chasser le liquide qui s'y trouve.

Pour se rendre compte des conditions dans lesquelles la contraction des muscles agira sur la lacune, il faut considérer trois cas : 1° la contraction individuelle des muscles longitudinaux ; 2° la contraction individuelle des muscles circulaires ; et 3° la contraction simultanée des deux systèmes musculaires, et, pour chacun de ces cas, il faut considérer l'animal ayant l'anus ouvert ou l'anus fermé.

Nous supposerons l'animal étendu, parce que c'est dans cette condition que le système musculaire jouit de son effet maximum.

Dans la contraction individuelle des muscles longitudinaux, l'anus

étant ouvert, l'eau contenue dans la cavité du corps en est expulsée en partie et les parois de la boutonnière qui représente la lacune radiale se plissent transversalement et se présentent sur les coupes longitudinales de l'ambulacre avec des ondulations indiquant bien leur manque d'élasticité; mais la boutonnière n'étant sollicitée par aucune force dans le sens transversal, reste béante.

Si, au contraire, l'anus est fermé, le liquide contenu dans l'intérieur du corps est comprimé, exerce une pression interne sur les interambulacres qui font saillie à l'extérieur et qui revêtent alors chez les Cucumaria et chez les Cuc. Planci en particulier l'aspect de côtes de melon. Les muscles circulaires, distendus par cette pression, exercent alors une tension oblique sur la lacune radiale, dont l'effet est balancé par la tension des muscles longitudinaux. La lacune reste béante, mais sa paroi extrême se recourbe en dos d'âne. C'est le cas qui se présente quand, pour faire mourir une Cucumaria, on profite du moment où elle est étendue et que, lui fermant l'anus à l'aide d'une pince, on la plonge dans le liquide fixateur.

Dans le cas de la contraction individuelle des muscles circulaires, ceux-ci, agissant directement dans le sens de la lacune et ne trouvant aucune résistance qui s'oppose à leur effet, les parois de celle-ci s'accolent et sa lumière disparaît.

Si l'anus est fermé, l'effet sera sensiblement le même, mais l'accolement des parois sera encore plus intime ; le liquide comprimé dans la cavité du corps offrant aux muscles circulaires un point d'appui qui augmente leur action.

Dans le troisième cas, où les muscles circulaires et longitudinaux se contractent simultanément, nous aurons une combinaison des cas précédents. Si l'anus est ouvert, la lacune tendra à s'oblitérer et les parois se plisseront fortement; s'il est fermé, l'oblitération sera encore plus accentuée, mais le plissement de la paroi sera moindre.

Nous comprenons dès lors pourquoi cette lacune est restée inconnue après tant de travaux : c'est qu'en général, pour étudier un animal, on adopte, au début de ses recherches, un procédé de

fixation duquel on ne varie plus, et l'observateur a beau multiplier ses études, il arrive toujours aux mêmes conclusions qu'il soutient envers et contre tous, sûr qu'il est d'avoir apporté, pour les émettre, tout le scrupule scientifique qu'il a cru nécessaire; conclusions erronées cependant, parce qu'il s'est placé dans des conditions telles qu'il lui était impossible de reconnaître la vérité.

Cette lacune radiale existe donc bien dans l'ambulacre des Holothuries et son existence apporte un lien de plus à l'unité de constitution que présentent les échinodermes.

Canal subnervien. — Depuis Semper, qui n'indiqua pas ce canal mais qui l'avait néanmoins rencontré, comme ses figures l'attestent ainsi que je l'ai démontré à propos de la lacune radiale, tous les auteurs, excepté M. Jourdan, admettent son existence. Il existe, en effet, et il n'a probablement échappé à cet auteur que parce que sa lumière est sujette à s'oblitérer dans les mêmes conditions que la lacune radiale elle-même. « Le fait seul de l'absence de parois propres nous semble suffisant, dit M. Jourdan, pour affirmer que le vaisseau ambulacraire externe n'existe pas chez les Holothuries (p. 20). » Il n'est pas arrivé à cette conclusion sans hésitations, et en lisant attentivement les arguments sur lesquels il se base pour y arriver, on est peu porté à conclure de même. Nous voyons, en effet, qu'il a rencontré la lumière de ce canal à peu près chez toutes les espèces auxquelles il s'est adressé. Ainsi, pour la *Cucumaria Marioni*, il dit, à propos des troncs nerveux : « Les éléments fibres et cellules sont enfermés dans une gaine conjonctive qui, en s'isolant plus ou moins des éléments nerveux, peut simuler un vaisseau ambulacraire externe ou neural » ; et pour l'*Haplodactyla musculus :* « Les résultats de nos observations semblent varier avec les coupes. Dans certains cas il est impossible d'admettre l'existence de plus d'un vaisseau, la ressemblance avec le genre Cucumaria est alors complète; ailleurs, au contraire, on distingue nettement, en dehors du vaisseau ambulacraire, la lumière d'un autre vaisseau qui, dans certains cas, semble absolument indé-

pendant du nerf » ; enfin pour le *Stichopus regalis :* « Chez cette dernière espèce, on aperçoit distinctement sur les coupes transversales un espace vide situé entre la limite interne de la substance nerveuse et la paroi du vaisseau ambulacraire » ; et il ajoute que ce vaisseau n'aurait de paroi propre que du côté qui est en rapport avec le vaisseau ambulacraire interne, ce qui le détermine finalement à conclure à l'absence de canal subnervien et à admettre que cette lumière qu'il a rencontrée dans toutes les espèces qu'il a observées, sauf une, était un effet du hasard, dû à l'altération des pièces.

Nous voyons donc que l'existence du canal subnervien peut être considérée comme suffisamment démontrée et sa position sur la face interne du tronc radial semble indiquer qu'on doit le considérer comme un organe destiné à empêcher la compression du nerf; mais, quoi qu'il en soit, il ne peut en aucun cas être regardé comme appartenant au système aquifère, pas plus que comme un vaisseau dépendant de l'appareil circulatoire. Cette hypothèse, qui avait été émise par Muller (*Mull. Arch.*, 1850), à la suite d'observations sur des animaux mal conservés, a été reconnue fausse par ce même auteur après de nouvelles recherches.

Bande nerveuse interne. — La bande nerveuse interne, d'après la description que nous en avons donnée, semblerait fort différente de ce qu'en a dit Semper et mérite de nous arrêter un instant, car la divergence de nos opinions n'est pas si grande qu'elle paraît être au premier abord. Ainsi que nous l'avons indiqué à propos de la lacune radiale, les couches n_3 et n_4 doivent se rapporter, contrairement à l'opinion de cet auteur, à des parties qui ne sont pas nerveuses; n_2, au contraire, est réellement nerveuse et représente notre bande nerveuse interne. Si nous considérons en effet la figure qu'il donne (Pl. XXXVIII, fig. 12) d'une coupe longitudinale du radius, nous voyons que n_1 et n_2 représentent parfaitement le tronc nerveux radial avec la cloison interloculaire qui sépare ses deux bandes; que n_4 correspond à la lacune radiale et que n_3, dans ce cas, n'est rien

autre chose que le canal subnervien. D'après les idées de Semper, n_2 et n_4, vers leur extrémité supérieure, se rejoignant latéralement, forment un tube dans lequel se trouve n_3. Mais ce qu'il est surtout important de remarquer, c'est que ce tube, imaginé par Semper, est entièrement séparé de n_1 et qu'il envoie à son extrémité supérieure deux prolongements latéraux qu'il soupçonne se terminer dans des vésicules correspondant sans doute aux otocystes des Synaptes. Or, ces otocystes sont précisément placés chez ces animaux de chaque côté du muscle longitudinal, vers son point d'insertion, point vers lequel nous avons vu précisément se diriger les deux branches de bifurcation de notre bande nerveuse interne. Si Semper n'avait pas attribué à n_4 une nature nerveuse, il n'aurait pas été conduit à admettre l'existence d'un cylindre nerveux, et, en réservant seulement pour la partie n_2 de ce prétendu cylindre la description qu'il a donnée de celui-ci, on aurait eu à très peu près l'expression de la vérité. Parmi les auteurs qui suivirent, aucun, dans sa description, n'a fait mention de la bifurcation supérieure de la bande interne. Semon et Hamann indiquent bien l'existence de la cloison interloculaire, mais ne parlent pas de la façon dont se comporte cette bande à son extrémité supérieure. Pour M. Jourdan, chez la *Cucumaria Marioni* et l'*Haplodactyla musculus*, le tronc radial ne serait pas formé de deux bandes nerveuses.

Quand mon vénéré maître, M. de Lacaze-Duthiers, disait à ses élèves : « Prenez garde de mal interpréter les coupes », il leur donnait certes un conseil salutaire, guidé qu'il était par sa longue expérience, conseil que bien des auteurs auraient pu suivre avec fruit. Dans la méthode des coupes, il est parfois nécessaire de reconstituer graphiquement la forme d'un corps dont on n'a que les projections, et certains auteurs oublient qu'il ne suffit pas de la trace d'un corps sur un seul plan pour déterminer la forme de ce corps dans l'espace. C'est évidemment ce qui est arrivé à M. Hamann, à propos de la bande nerveuse interne. M. Hamann décrit et figure, en effet, celle-ci (p. 10 et 11 et fig. 61), comme naissant brusquement à la face

interne de la portion externe du tronc radial. Si nous faisons passer une coupe longitudinale suivant le plan radial, cette coupe rencontrera la bande nerveuse interne suivant son axe longitudinal, mais, à la partie supérieure, la coupe, passant entre les deux branches de bifurcation, laissera supposer que cette bande nerveuse naît brusquement et ne montrera pas l'existence de cette bifurcation. C'est une coupe menée dans de telles conditions, comme on peut s'en assurer, d'après la représentation qu'il en donne (fig. 61), qui a conduit Hamann à cette erreur.

Cloison interloculaire. — La cloison interloculaire a été indiquée par Semper (p. 147 et 149). Il en a reconnu la nature conjonctive, mais sans préciser la disposition des fibres qui la forment et sans se prononcer sur la communication des éléments nerveux de la bande externe avec ceux de la bande interne. Teuscher (p. 546) rappelle l'existence de cette cloison et indique la continuation de ses fibres avec celles de la paroi.

Pour M. Jourdan : « Chez la *Cucumaria Marioni* (pl. I, fig. 1), les troncs nerveux ambulacraires ne se composent pas de plusieurs bandes distinctes, comme Semper le décrit chez l'*Holothuria erinaceus* et la *Cucumaria japonica*. Le tronc nerveux de la *Cucumaria Marioni* est unique. »

De plus, il dit plus loin que « la structure du tronc nerveux de l'*Haplodactyla musculus* ne diffère en rien de celle de la *Cucumaria Marioni* ». Donc, pour lui, tout au moins dans ces deux espèces, la cloison interloculaire n'existe pas. On est forcé, après cette constatation, de penser avec M. Jourdan qu'il a poursuivi ses études sur des pièces altérées, car il est presque impossible d'admettre que la cloison séparant le tronc nerveux en deux bandes, et dont l'existence a été constatée par tous les auteurs et chez toutes les espèces soumises à l'étude depuis Semper, fasse précisément défaut dans les différentes espèces que M. Jourdan a eues entre les mains.

D'ailleurs, il est bon de se rappeler que le travail de M. Jourdan se rapporte surtout à l'histologie, et que l'anatomie n'y est traitée

que par contre-coup; il ne faudrait donc pas se hâter de juger son ouvrage par les quelques inexactitudes qui s'y rencontrent dans ce domaine; la partie histologique y étant traitée avec une grande autorité.

Carl Vogt et Yung n'en disent rien, quoiqu'elle existe, comme je m'en suis assuré, dans l'espèce qu'ils ont étudiée.

Hamann (p. 12) pense qu'elle est formée par les prolongements des cellules unipolaires, qui s'arrêteraient tous au même niveau. Donc, suivant Hamann, la cloison interloculaire ne serait pas, à vrai dire, une cloison; mais serait formée par la juxtaposition des extrémités des fibres conjonctives qui traversent la bande nerveuse externe.

Semon (p. 407) combat cette manière de voir; pour lui, la cloison interloculaire serait purement cellulaire et serait formée par des cellules plates disposées jointivement.

A la vérité, cette cloison contient bien des cellules avec leurs noyaux, mais ce sont les noyaux des cellules conjonctives, et quand plusieurs de ces éléments sont placés dans le voisinage l'un de l'autre, on a l'aspect que Semon a représenté (pl. 15, fig. 1 et 2); mais un examen attentif montre que ce sont les noyaux des fibres conjonctives disposées transversalement dans la cloison. Ce qui a pu faire croire à Hamann que les extrémités des prolongements des cellules unipolaires, qui viennent aboutir à la cloison, formaient cette cloison à elles seules, c'est qu'à leur point de départ de cette cloison, ces extrémités présentent une dilatation conique, ainsi que l'avait déjà indiqué Semper; mais cette dilatation est une formation habituelle à l'extrémité des prolongements des cellules constituant ce que nous pourrions appeler un épithélium conjonctif; elles sont très apparentes, non seulement pour les cellules de soutien des troncs nerveux, mais encore pour celles qui tapissent la lumière des vaisseaux aquifères et qui soutiennent des fibres musculaires, et l'existence de cette dilatation n'exclut en aucune sorte la présence des fibres conjonctives sous-jacentes. La cloison interloculaire contient

certainement des fibres conjonctives qui viennent diverger sur ses bords, comme l'a fort bien indiqué Teuscher.

Cette cloison est-elle traversée par des fibres nerveuses mettant en rapport les deux parties du tronc nerveux radial? Je ne le crois pas, mais n'oserai le certifier, car la ténuité de ces fibres est telle, qu'il peut se faire qu'elles passent inaperçues au travers du tissu conjonctif.

En ce qui concerne sa terminaison supérieure, la cloison interloculaire n'a pas été comprise par les auteurs. Ainsi que nous l'avons montré, elle existe dans toute la longueur de l'ambulacre, et si ce fait n'a pas été reconnu jusqu'ici, c'est parce qu'en abordant l'étude d'un organe on ne se départit pas suffisamment d'idées préconçues; aussi, pensant que le tronc radial des Holothuries était dans son ensemble l'homologue de celui des autres Échinodermes et voyant que, chez elles, tandis qu'il présentait deux bandes distinctes dans une partie de sa longueur, il n'offrait plus qu'un tronc unique à son extrémité supérieure, on crut que le tronc radial était divisé longitudinalement dans une partie de sa longueur par une cloison conjonctive ; mais il n'en est rien, car l'homologue du tronc radial des autres Échinodermes est uniforme d'un bout à l'autre de l'animal, et la bande interne du tronc nerveux des Holothuries est une partie surajoutée, entièrement séparée du tronc radial vrai et n'ayant pas de représentant chez les autres Échinodermes, comme nous l'avons indiqué; la cloison interloculaire correspond chez ceux-ci au revêtement conjonctif de la face interne de leur tronc radial et existe sur toute la longueur de l'ambulacre en tant que cloison interloculaire.

Bande nerveuse externe. — Cette partie du tronc nerveux radial, qui est la plus volumineuse, a été vue par tous les auteurs qui ont parlé du système nerveux des Holothuries. C'est la bande n_1 de Semper, qui en donna une description assez exacte, à laquelle tous les auteurs qui suivirent se sont rangés. Mais l'interprétation de la nature des éléments qui la constituent est encore loin d'être

certaine. Tous les auteurs admettent bien l'existence des fibres nerveuses longitudinales et des cellules multipolaires contenues dans l'intérieur du tronc; mais, en ce qui concerne les cellules unipolaires qui tapissent sa périphérie et les prolongements de ces cellules, les opinions ne concordent pas.

Teuscher ne se prononce pas sur la nature des cellules unipolaires, et tandis que, pour Jourdan, ce sont des cellules nerveuses (pl. I, fig. 9), pour Hamann (p. 8), ces cellules sont, au contraire, conjonctives. C'est à cette dernière opinion que je me range; ces cellules et leurs prolongements présentent les réactions du tissu conjonctif et rentrent dans le type des cellules épithéliales conjonctives, que nous avons déjà indiqué. Semon (p. 407) estime que Hamann s'est trop avancé en regardant les cellules de la périphérie comme conjonctives et que, pour lui, s'il fallait se prononcer en faveur de l'une ou de l'autre hypothèse, il inclinerait plutôt du côté de la nature nerveuse. Il ne leur refuse pas néanmoins un rôle de soutien, comme celui que leur donne Hamann, mais pense que ces deux fonctions peuvent se trouver réunies dans un même élément.

Quant aux raisons qu'il allègue pour soutenir son opinion, on pourrait se baser sur des raisons semblables pour la combattre. Il demande qu'on lui prouve que les cellules de bordure ne sont pas en continuation avec les fibres nerveuses; on pourrait évidemment lui retourner la question, et lui dire : Prouvez-nous que les prolongements des cellules de bordure sont en continuation avec les fibres nerveuses ; et cette question serait assurément plus logique que la précédente. Mais comme ce n'est pas en posant des questions, mais en citant des faits, qu'il est possible d'éclaircir un point douteux, nous répondrons à sa demande que la démonstration en a été faite par l'absurde. On a montré, en effet, que ces cellules offraient un prolongement; que ce prolongement était de nature conjonctive de par les réactions histochimiques qu'il présente. Or, un prolongement fibrillaire ne peut être à la fois

nerveux et conjonctif, et puisqu'il est conjonctif, il ne peut être nerveux.

Un autre argument avancé par Semon est qu'en certains points cet épithélium n'étant plus simple, mais stratifié, on ne peut assigner une limite tranchée à ces cellules. Mais cette stratification se présente précisément dans les points où il est facile de constater que les prolongements conjonctifs des cellules unipolaires convergent en bien plus grand nombre que vers les endroits où l'épithélium est simple. D'ailleurs, Semon n'a qu'à regarder ses propres figures pour s'en convaincre. Les cellules nerveuses sont situées uniquement dans la masse même du nerf et ne sont nullement en rapport avec les cellules de bordure.

En ce qui concerne les prolongements des cellules, Hamann s'élève vigoureusement (p. 8) contre les opinions de Teuscher et de Semon, qui veulent que ces prolongements s'entrelacent. Pour Hamann, aussi bien chez les Pedata que chez les Apodes, ces prolongements seraient rectilignes et entièrement séparés l'un de l'autre. Je ne suis pas entièrement de l'opinion d'Hamann à ce sujet. Il est incontestable que ces cellules possèdent un prolongement unique, comme l'avait déjà montré M. Jourdan, mais j'ai toujours observé, dans les troncs nerveux des Pedata, ces prolongements se joignant de place en place et constituant ainsi, par des contacts plus ou moins nombreux, une sorte de réseau dans lequel se tiennent les fibres nerveuses. Ces prolongements ne présentent pas, il est vrai, de bifurcation, mais simplement des ondulations qui leur permettent de se mettre en contact avec les prolongements voisins, en différents points de leur trajet. Ici, encore, l'état de contraction de l'animal soumis à l'observation joue un rôle considérable dans l'éclaircissement des faits. Ces prolongements conjonctifs étant inextensibles, si la cavité générale est entièrement dilatée, la paroi du corps s'est considérablement étendue ; la loge externe s'est étalée, entraînant avec elle la bande nerveuse qu'elle contient ; la distance qui sépare la cloison interloculaire du bord de la bande nerveuse a diminué, et

les prolongements conjonctifs des cellules, n'ayant pas la faculté de se contracter pour faire face à ces ondulations, leurs ondulations se sont accentuées.

Espace extra-nervien. — L'espace extra-nervien est loin d'être admis par tous les auteurs. Johannes Muller fut le premier qui donna l'éveil sur son existence. Étant parvenu à injecter, chez les *Holothuria*, un canal circulaire péribuccal, il conclut de ce fait, ainsi qu'il avait cru le trouver chez les Synaptes (1850, p. 117), que de ce canal circulaire devaient partir cinq canaux ambulacraires, et, quelque temps après, il indiqua que ce canal logeait une bande nerveuse qui, s'attachant aux parois du canal seulement par ses bords, divisait celui-ci en deux loges. Il lui attribua immédiatement le rôle de canal sanguin, amené sans doute à cette hypothèse parce que Krohn avait décrit quelque temps avant, chez les Siponcles, un nerf placé au milieu d'un vaisseau sanguin.

Pour Semper (p. 151), pour Greeff, pour Hamann et pour Carl Vogt et Yung, il existe un espace libre en dehors de n_1, tandis que, pour Teuscher, cet espace ne serait dû qu'à une déchirure résultant de la préparation.

M. Jourdan ne l'admet pas, suivant toute probabilité, car il dit, en parlant de Teuscher : « Nous sommes entièrement de l'avis de ce dernier savant, au sujet de l'absence du vaisseau neural de Greef. » Il est probable, en effet, que, dans ce cas, la dénomination de vaisseau neural s'applique à notre espace extra-nervien, car il n'y a que pour lui que Teuscher soit en contradiction avec Greeff.

Cette dénomination n'a pas toujours été employée par M. Jourdan dans la même acception, car, en parlant plus haut de la *Cucumaria Marioni* et de l'*Holothuria tubulosa*, il appelle vaisseau neural, ou vaisseau ambulacraire externe, notre canal subnervien. Ce sont là des questions de détail, il est vrai, mais sur lesquelles j'insiste à dessein, car ces dénominations identiques, attribuées par les différents auteurs et même parfois, comme je viens de le dire, par un seul et même auteur, à des organes différents, créent, dans l'esprit

du lecteur, une confusion pénible qu'il est parfois difficile d'éclaircir par une seule lecture et qui a contribué, pour une large part, à faire prendre dans certains cas, comme divergentes, des opinions qui ne différaient pas sensiblement l'une de l'autre.

Cet espace existe en réalité, et ici, comme pour la lacune radiale et le canal subnervien, nous devons voir, comme cause principale des divergences d'opinions des différents auteurs, l'état d'extension ou de contraction dans lequel était l'animal soumis à l'observation. Il est, d'ailleurs, facile de s'en rendre compte : si, prenant une *Cucumaria*, nous profitons, pour la fixer, du moment où sa cavité est entièrement remplie d'eau, nous voyons, dans une coupe du radius, un étirement général de toutes les parties, un aplatissement tel de la dilatation de la couche nerveuse, que les parois des loges viennent s'appliquer intimement contre la surface des troncs nerveux qu'elles contiennent, et l'espace extra-nervien, tout aussi bien que le canal subnervien, présente une lumière oblitérée. Mais si, avant de fixer l'animal, nous laissons échapper par l'anus une certaine quantité de l'eau qu'il contient, la lumière de ces organes apparaît alors avec la plus grande netteté.

La géométrie nous rend parfaitement compte de ce fait. La section des loges est elliptique; le contour de chacune d'elles, étant formé d'un tissu relativement inextensible, ne peut varier de longueur; la question revient donc au problème suivant :

Problème. — Étant donnée la longueur du contour d'une ellipse à grand axe de longueur variable, trouver le rapport qui existe entre la longueur du grand axe et la surface de l'ellipse.

Cette surface varie d'un minimum qui correspond à l'étirement de la loge dans le sens transversal, à un maximum représenté par un cercle ayant le contour donné, qui correspond à notre loge comprimée transversalement. Nous comprenons donc clairement que, dans ce dernier cas, la surface de la section étant plus grande, la lumière de l'espace extra-nervien soit plus apparente.

Indiquons, en terminant, qu'on décèle les différentes parties

constituant le radius avec la plus grande netteté en colorant avec le carmin de Grenacher et le vert de méthyle. Dans ces conditions, le tissu conjonctif se colore en violet; la lacune générale, en bleu; les muscles, en rouge vif; le tissu nerveux, en rose; et le contenu de la lacune radiale, en rouge foncé.

DÉPENDANCES DES ORGANES RADIAUX.

Maintenant que nous connaissons la position, la constitution et les rapports des organes radiaux, voyons comment se comportent les branches qui en partent.

Le tronc nerveux radial, c'est-à-dire le tronc formé par la réunion du ruban nerveux externe et du ruban interne, émet des branches nerveuses de deux sortes, qui présentent la particularité commune de sortir par les bords latéraux du tronc. Les unes courent dans les interradius, les autres vont aux tentacules et aux tubes ambulacraires.

Occupons-nous d'abord de celles-ci, et procédons, pour en faire l'étude, ainsi que nous l'avons fait pour le tronc radial lui-même, en considérant, en premier lieu, une coupe transversale, et en envisageant ensuite, dans leur longueur, les différentes parties que nous aurons rencontrées dans cette coupe.

Si nous menons cette coupe dans la partie moyenne du tube ambulacraire externe, nous trouvons une disposition à peu près identique à celle que nous a présentée la coupe du radius. Nous voyons, en effet (pl. XXVIII, fig. 4), que, sur la génératrice du tube, tangente à la chaussée de l'ambulacre, la couche nerveuse présente aussi une dilatation qui contient un tronc nerveux (n'') coupé transversalement; mais cette dilatation ne présente plus deux loges distinctes comme dans le radius; la cloison interloculaire n'existe plus; le canal subnervien est oblitéré; mais l'espace extra-nervien est encore représenté.

La cloison qui sépare la couche nerveuse de la lumière du vaisseau

aquifère présente encore une lacune semblable (λ) à la lacune radiale, et les fibres musculaires longitudinales (*m*) de cette cloison sont encore situées dans la lacune sous-épithéliale.

Au point de vue de sa structure, cette branche nerveuse est comparable au ruban nerveux externe du tronc radial, et est aussi recouverte par un épithélium conjonctif envoyant des prolongements dans son intérieur.

Si nous considérons maintenant ces différentes parties dans leur longueur, nous voyons que la branche nerveuse part du bord latéral du tronc radial, et se dirige vers le tube ambulacraire, qu'elle suit parallèlement à son axe (pl. XXVIII, fig. 1). Les deux rubans nerveux du radius n'entrent pas pour une part égale dans sa formation; c'est le ruban externe qui paraît la former en presque totalité; le ruban interne, au contraire, diminue graduellement d'épaisseur et disparaît bientôt. A son extrémité terminale, la branche nerveuse se dissocie, et ses fibres vont se mettre en rapport probablement avec les cellules de l'extrémité distale du tube, comme l'a indiqué Hamann [1] pour les *Holothuria*, car il ne m'a pas été possible de voir cette réunion chez la *Cucumaria Planci*, par suite de la finesse des fibres nerveuses. L'espace extra-nervien, que nous avons rencontré sur la coupe, est une dépendance de celui du tronc radial; le canal subnervien de celui-ci paraît envoyer aussi une branche vers le tube ambulacraire, mais la lumière de cette branche disparaît bientôt. Peut-être a-t-il échappé à nos recherches pour des raisons semblables à celles qui, ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, ont fait émettre, par certains auteurs, des doutes sur l'existence de ce canal dans le radius; mais nous n'avons jamais pu le mettre en évidence sur toute la longueur du tube ambulacraire.

Une coupe transversale, dans la tige du tentacule, présente une disposition semblable; mais là le canal subnervien paraît être représenté sur une plus grande longueur.

[1] Hamann (O.), *loc. cit.*

L'origine des branches nerveuses tentaculaires est toute différente de celle des branches des tubes ambulacraires; elles ne sortent plus, en effet, des troncs radiaux, mais se détachent directement du collier nerveux, sur une large étendue (pl. XXVI, fig. 6, 7 et 8, *n''*). Très aplatie, lamelleuse à son début, la branche tentaculaire s'arrondit graduellement, en s'avançant vers l'extrémité de la tige, et court, suivant la génératrice du tube, tangente au collier nerveux.

Les résultats donnés par Carl Vogt et Yung[1] portent avec eux le stigmate d'une première erreur. N'ayant pas su voir que le tube tentaculaire était réuni à la deuxième portion du vaisseau aquifère radial par un canal transversal particulier, accolé sur la face interne du fleuron radial; ayant cru que les tentacules allaient déboucher directement dans l'anneau aquifère, ils sont entraînés, pour faire correspondre l'explication des coupes avec ces résultats erronés, à faire de fausses interprétations. « Les nerfs tentaculaires, disent-ils (p. 655, 656, 657), se tournent, dans l'épaisseur des enveloppes fibreuses du bulbe, vers la partie interne du vestibule, et s'appliquent sur la surface ventrale du grand canal aquifère tentaculaire, entourés et suspendus, comme les nerfs ambulacraires. Mais bientôt le canal aquifère étroit (*u*, fig. 311), qui les accompagne, s'ouvre dans le grand canal aquifère du tentacule (*s*, fig. 311), et alors le nerf est accolé directement à l'enveloppe de celui-ci, du côté interne, et le suit en formant des plexus dans les branches terminales. » Ce n'est pas un canal aquifère étroit (*u*, fig. 311), qui accompagne les tentacules, c'est une dépendance du canal subnervien, et la lumière de ce canal ne débouche en aucune façon dans la cavité du tentacule, mais disparaît simplement par l'accolement du tronc nerveux contre la paroi musculaire du tube tentaculaire, identiquement comme nous l'avons vu à propos du tube ambulacraire ordinaire.

En ce qui concerne les nerfs interradiaux, la méthode des coupes

[1] C. Vogt et Yung, *loc. cit.*

nous donne peu de renseignements. Pour bien se rendre compte de leur disposition, il faut opérer de la façon suivante : après avoir fixé un animal en extension, on prend un morceau plus ou moins étendu de sa paroi, on le plonge dans l'eau pendant vingt-quatre heures, puis on en détache la zone externe ; on traite ensuite par l'hématoxyline la surface de la zone moyenne mise à nu ; les éléments nerveux se colorent, et on peut alors les observer au microscope par transparence.

Les branches nerveuses qu'on trouve ainsi semblent formées d'un faisceau de cordons accolés l'un à l'autre (pl. XXIX, fig. 14). On y voit des noyaux ovalaires ou sphériques disséminés sur toute son étendue, ayant une grande avidité pour la matière colorante, et entremêlés avec des gouttelettes muqueuses. De place en place, un des cordons qui composent le faisceau s'en écarte, se redresse normalement à la paroi du corps et pénètre dans la zone externe, qu'il traverse pour aller aboutir à l'épithélium de la surface. Sur la préparation, faite ainsi que nous venons de l'indiquer, nous ne voyons que le point de départ de ces cordons; les extrémités en ont été brisées au moment où nous avons soulevé la zone externe pour la détacher du reste de la paroi; aussi, ne trouvons-nous plus, sur le trajet de la branche nerveuse, que les amorces des cordons nerveux qui s'en détachent. Ces cordons sont constitués en tout point comme ceux qui composent la branche elle-même; ce sont eux qui ont été rencontrés par M. Jourdan, dans la zone externe de la paroi, chez les *Holothuria* et les *Stichopus*. On serait porté, comme l'a bien fait remarquer cet auteur, à considérer les gouttelettes muqueuses, qui se rencontrent dans ces éléments nerveux, comme une ébauche de myéline; mais l'acide osmique ne les colore pas, et l'éther est sans action sur elles.

Les nerfs interradiaux se détachent des bords latéraux du tronc nerveux radial comme les nerfs des tubes ambulacraires; mais, tandis que ceux-ci sont formés en presque totalité par le ruban nerveux externe, chez eux c'est le ruban interne qui semble parti-

ciper pour la plus grande part à leur formation. Ils sont accompagnés, suivant toute probabilité, par des dépendances de l'espace extra-nervien, car, si l'on injecte cet espace dans le radius, on reconnaît qu'il envoie dans les interradius une quantité de diverticulum transversaux (pl. XXVIII, fig. 5).

Pour déduire les homologies qui existent pour les différentes parties de la paroi du corps, entre les Holothuries et les autres Échinodermes, on peut être conduit à des conclusions différentes selon l'importance qu'on donne à la position du système nerveux dans cette paroi.

Si nous admettions, en effet, que le plexus nerveux occupe, entre les différentes couches de la paroi du corps, une position homologue chez tous les Échinodermes, nous dirions : L'épaisse couche conjonctive, que forme la presque totalité de la zone externe de la paroi chez les Holothuries, est très réduite chez les Oursins. Chez ceux-ci, en effet, la couche nerveuse, représentée par le plexus nervien superficiel, que M. Prouho a décrit d'une façon si parfaite chez le *Dorocidaris*, est située à la base de l'épithélium de la surface du corps, qui, chez ces animaux, affecte la forme de laquelle dérive la lacune sous-épithéliale, et l'épithélium représente presque à lui seul la zone externe et la zone moyenne de la paroi des Holothuries. La zone moyenne qui appartient, chez les Holothuries, au système lacunaire sanguin, serait remplacée, chez les Oursins, par la lacune sous-épithéliale, dans laquelle, ainsi que nous l'a montré M. Prouho [1], abondent les éléments figurés du fluide lacunaire. Le test calcaire des Oursins n'aurait donc rien de commun avec les corpuscules calcaires qui existent chez les Holothuries, dans la zone externe de la paroi; il correspondrait au tissu conjonctif de la zone interne qui, chez celles-ci, s'étend entre la couche nerveuse et les fibres musculaires circulaires et dépend de la zone interne. Nous savons, par de nombreux exemples, que, chez les Holothuries elles-mêmes,

[1] Prouho (H.), *loc. cit.*

les formations calcaires ne sont pas la propriété exclusive de la zone externe de la paroi; on en trouve aussi, chez certaines espèces, dans la zone interne.

L'appareil calcaire périanal des Thyone, viendrait nous donner un semblant de preuve à l'appui de cette opinion. Nous avons vu, en effet, que cet appareil est formé de larges plaques appartenant à la zone interne. Les cinq dents triangulaires, occupant la pointe des V qui le composent, représentent les plaques ocellaires des Oursins; d'autre part, les lames formant les branches des V représenteraient les deux rangées de plaques des zones interradiales de ces animaux.

Si, au contraire, nous admettons que la couche nerveuse de la paroi peut occuper, suivant la classe à laquelle on s'adresse, une position différente par rapport aux autres couches, nous verrons l'homologue de la zone externe de la paroi des Holothuries, dans la couche conjonctive contenant les productions calcaires chez les autres Échinodermes. Mais, tandis que chez ceux-ci la couche nerveuse est superficielle, chez celles-là elle est située profondément.

Cette dernière hypothèse paraît être de beaucoup la plus naturelle, car nous voyons, dans le système nerveux des Oursins, un terme de passage assez net de celui des Étoiles de mer à celui des Holothuries.

Chez les Étoiles, en effet, tandis que le système nerveux est situé dans la lacune sous-épithéliale, chez les Oursins, les éléments nerveux interradiaux ont seuls conservé cette position; le tronc nerveux, lui, est situé profondément et semble avoir pénétré dans les tissus par une invagination en gouttière. Les Holothuries ne montrent qu'une exagération de ce que présentent les Oursins; chez elles, tout le système nerveux s'est enfoncé au delà de la zone conjonctive. Cette manière de voir, à laquelle nous nous rangeons, a d'ailleurs l'avantage de laisser subsister l'homologie évidente qui existe entre la lacune périphérique de la paroi du corps des Holothuries avec les cavités schizocœliennes des Astéries.

TUBE DIGESTIF.

Le tube digestif des Holothuries présente quatre divisions bien distinctes qui sont : le pharynx, l'estomac, l'intestin proprement dit et le cloaque.

Ouverture buccale.—Aujourd'hui que nous connaissons clairement le rôle des tentacules, il n'est plus possible de comprendre l'ouverture buccale comme la comprenait Cuvier. Celui-ci se basant sur ce que, chez l'animal contracté, l'aire tentaculaire rentre complètement à l'intérieur du corps, le bord externe de celle-ci venant, dans ces conditions, prendre la place de l'orifice supérieur du tube digestif, crut devoir considérer ce bord comme une lèvre externe. Il fut conduit ainsi à regarder le cercle des tentacules comme une lèvre interne découpée et à voir un épipharynx dans le pourtour de l'ouverture qui occupe le centre de l'aire tentaculaire quand les tentacules sont étendus. Quelque ingénieuse que soit cette façon de faire rentrer dans le cadre général cette région spéciale aux Holothuries, nous ne pouvons adopter cette manière de voir, car nous savons maintenant que les tentacules sont des tubes ambulacraires adaptés à des fonctions spéciales, et la morphologie comparée nous montre que de tels organes sont toujours placés sur la surface externe du corps. Nous devons donc, pour nous faire une idée exacte de l'ouverture buccale, observer l'animal lorsque les tentacules sont développés, ou, en d'autres termes, lorsque ces tubes ambulacraires transformés sont venus prendre la place qu'ils doivent occuper, logiquement, à la surface du corps. Dans ces conditions, l'ouverture buccale est nettement délimitée au centre du cercle des tentacules. D'ailleurs, la dénomination de lèvre externe, pour indiquer le bord de l'aire tentaculaire, pouvait paraître admissible pour les Aspidochirotes, où ce bord est relevé et forme une saillie séparant nettement l'aire tentaculaire du reste de la surface du corps; mais, chez les Dendrochirotes, ce bord ne se laisse reconnaître que parce qu'il existe une différence de coloration et d'aspect entre l'aire tentaculaire et le

reste de la paroi; mais il n'y a là aucune élévation qui sépare nettement ces deux régions, et à laquelle on puisse donner le nom de lèvre.

L'ouverture buccale (pl. XXVI, fig. 8, *k'*), telle que nous la comprenons, c'est-à-dire l'orifice situé au centre de l'aire tentaculaire, est une ouverture circulaire, entourée par un bourrelet, qui correspond au sinus péribuccal, et dont la turgescence varie avec la quantité de liquide contenue dans celui-ci.

Immédiatement au-dessous de l'ouverture buccale, le tube digestif présente une dilatation assez vaste, qui occupe toute la hauteur du bulbe aquopharyngien ; c'est cette dilatation qui représente la chambre dans laquelle viendront se loger les tentacules, quand l'animal se contractera; c'est elle qui représente la première division de l'intestin (*h*).

Peu habitués à rencontrer une région du tube digestif adaptée à de semblables fonctions, les auteurs lui ont donné les noms les plus variés.

Cuvier[1] (p. 547) la considère comme un pharynx; Tiedeman[2], comme un estomac. Pour M. de Quatrefages[3], c'est une cavité buccale ou pharyngienne; tandis que, pour Meckel, elle représente l'œsophage.

Nous adopterons le nom de pharynx, qui est le plus généralement admis.

Dans l'étude du bulbe aquopharyngien, nous avons vu que ce pharynx (*h*) est séparé de la couronne calcaire et des culs-de-sac tentaculaires par le sinus péripharyngien (*k*), au milieu duquel il est maintenu par des suspenseurs, qui rayonnent tout autour de lui. La surface interne, chez la *C. Planci*, est relevée de bourrelets longitudinaux qui se continuent dans la partie du tube digestif qui lui fait suite; mais, lorsque les tentacules sont repliés dans sa cavité,

[1] Cuvier, *loc. cit.*

[2] Tiedemann, *loc. cit.*

[3] Quatrefages (de), *loc. cit.*

ces bourrelets s'atténuent; on doit donc les considérer surtout comme des plissements résultant de la diminution de la lumière du pharynx, lorsque les tentacules ont été expulsés.

Au niveau de la base de l'anneau aquifère, au point où le pharynx se termine, il existe un rétrécissement circulaire formant une limite bien tranchée entre cette première portion du tube digestif et celle qui y fait suite.

Ce rétrécissement figure comme une sorte de cardia, car la partie qui y fait suite représente l'estomac. Cet estomac (pl. XXV, fig. 1, *e*) présente des parois beaucoup plus épaisses que tout le reste du tube digestif, et offre, à sa partie inférieure, un rétrécissement qui le sépare du reste de celui-ci, au même titre que le rétrécissement supérieur le séparait du pharynx; c'est en ce point que le tube digestif se brise chez les espèces qui, se trouvant dans de mauvaises conditions d'existence, expulsent leurs organes internes par l'anus: telles sont les *Holothuria;* quant aux *Cucumaria*, elles ne s'autotomisent jamais ainsi. La surface interne du pharynx est relevée de bourrelets longitudinaux très saillants, accolés latéralement les uns aux autres, quand l'estomac est contracté. A la suite de l'estomac, nous trouvons un tube allongé (pl. XXV, fig. 1, *i*), à parois délicates, présentant, suivant le degré de contraction de l'animal, un plus ou moins grand nombre de circonvolutions; mais, quand l'animal est étendu, ce tube intestinal n'offre plus que des ondulations et laisse voir alors nettement deux courbures principales, qui donnent à son ensemble la forme d'un S, et permettent d'y distinguer trois portions.

La première portion, ou première branche descendante de l'intestin, s'étend de l'estomac à la première courbure, qui est située au niveau de l'extrémité supérieure du cloaque. Quoy et Gaymard [1], ainsi que Meckel, la considéraient comme un estomac, en se basant sur ce qu'elle offre un plus grand diamètre que les deux portions suivantes, et ils donnaient alors le nom d'œsophage à ce que nous

[1] Quoy et Gaymard, *Voyage de l'Astrolabe* (*Zool.*, t. IV, 1833).

avons appelé estomac. Duvernoy comparait cette branche à un duodénum ; mais cette dénomination n'a pas lieu d'être conservée, car il ne faut pas poursuivre à outrance les comparaisons et vouloir retrouver chez les Échinodermes toutes les divisions de l'intestin des vertébrés; cette branche n'a, d'ailleurs, de commun, avec le duodénum, que sa position post-stomacale, si, toutefois, on admet que la partie qui précède soit l'estomac. La deuxième portion, ou branche ascendante (pl. XXV, fig. 1), s'étend de la première à la seconde courbure, qui est située au niveau de l'estomac; et, enfin, la troisième portion est comprise entre celle-ci et le cloaque; on l'appelle aussi deuxième branche descendante.

Le cloaque, qu'on appelle quelquefois rectum, est situé à l'extrémité inférieure du canal alimentaire. C'est une portion dilatée, dans laquelle débouche le tube digestif et les organes arborescents, et qui communique avec l'extérieur par un orifice que nous avons déjà indiqué à l'extrémité inférieure du corps : l'anus. Cet anus (pl. XXV, fig. 1, *a*) présente, sur son pourtour, un bourrelet comparable à celui que nous avons vu autour de l'ouverture buccale, et correspondant, comme lui, à un sinus dépendant de la cavité générale, le sinus périanal; il est aussi pourvu d'un sphincter.

Au point de vue de la structure, toutes ces divisions de l'intestin présentent un caractère commun; leur paroi est formée de trois zones, qui sont en continuité avec celles de la paroi du corps.

La zone qui confine à la lumière du tube digestif est formée par un épithélium très élevé, filiforme, entre les cellules duquel se rencontrent des cellules glandulaires, mais aussi des amœbocystes, qui s'insinuent entre les prolongements des cellules, jusqu'à la cuticule épaisse qui les recouvre ; ils ont été pris souvent pour des cellules glandulaires (pl. XXVII, fig. 1, *u*). Il semblerait qu'ici l'absorption ne se fasse pas par l'entremise des cellules de l'épithélium, mais que les amœbocystes se chargent d'absorber directement les sucs nourriciers. En réalité, les cellules de l'épithélium digestif semblent présenter encore un prolongement conjonctif, mais les cellules, très serrées

les unes contre les autres, ne laissent plus reconnaître avec évidence la lacune sous-épithéliale ; la présence des amœbocystes entre elles prouve cependant que cette lacune existe encore. On voit souvent, au centre des bourrelets longitudinaux que forme cet épithélium, des amas sphériques de granules pigmentaires jaunâtres, qui ont été indiquées comme des glandes, par certains auteurs ; ce ne serait, en tout cas, que des glandes closes, car il n'existe aucun conduit qui les mette en rapport avec l'extérieur ; mais leur position, leur forme, leur structure, me laissent plutôt croire que ce ne sont que des produits de rebut, qui se sont logés là parce que les contractions du tube digestif les y ont amenés, absolument comme les granulations pigmentaires de la paroi du corps se sont disposées en séries dans la substance conjonctive.

Le tissu conjonctif sous-jacent se réunit à celui de la zone moyenne et est formé d'éléments semblables. Pour observer ce tissu conjonctif, il suffit de laisser le tube digestif dans l'eau douce pendant un ou deux jours ; les différentes couches qui composent sa paroi se délaminent alors avec facilité, et, en colorant à l'hématoxyline, on reconnaît que ce tissu est formé d'une substance fondamentale anhyste, dans laquelle sont disséminées des cellules conjonctives bipolaires pour la plupart, ainsi que des amœbocystes granuleux, qui paraissent, non pas logés dans des lacunes, mais inclus dans la substance anhyste, ce qui explique pourquoi Semper[1] les considérait comme partie intégrante du tissu conjonctif (pl. XXIX, fig. 6 et 7).

La zone musculaire (pl. XXIX, fig. 3 et 4) comprend une couche de muscles longitudinaux, une couche de muscles circulaires, et, enfin, une couche conjonctive recouverte par l'épithélium péritonéal. Les couches musculaires sont surtout développées au niveau de l'estomac qui, par suite de cette particularité et de la présence, sur sa face digestive, d'une cuticule très épaisse, me paraît jouer le rôle d'organe triturant, destiné à broyer les aliments et à calibrer le

[1] Semper, *loc. cit.*

bol alimentaire, car ce rôle n'est certainement pas dévolu à l'ouverture buccale, comme on l'a prétendu; celle-ci n'offre ni une résistance, ni une puissance musculaire suffisante pour accomplir de telles fonctions.

Au niveau des lacunes marginales de l'intestin qui dépendent de la couche conjonctive sous-péritonéale, la couche musculaire circulaire présente une rangée d'orifices formés par l'écartement de ses fibres (pl. XXIX, fig. 3, *o*); orifices par lesquels le contenu des lacunes marginales peut passer dans la zone moyenne de la paroi de l'intestin. La couche conjonctive sous-péritonéale présente à sa surface de nombreux amœbocystes.

Je n'ai jamais rien trouvé de semblable à ce que Hamann[1] appelle les « organes accessoires en cul-de-sac de l'intestin grêle » (1883, p. 152), et qu'il a considérés comme les homologues des appendices radiaux de l'estomac des Astéries. Hamann, d'ailleurs, s'est peut-être aperçu lui-même qu'il avait fait une erreur, car il n'en parle plus dans le second travail qu'il a fait paraître.

La paroi du tube digestif des *Cucumaria*, dans sa partie pharyngienne, présente une couche nerveuse qui n'est pas formée d'un seul tronc, comme celui qu'on a décrit chez les Holothuries, mais d'une quantité de faisceaux cylindriques ou pseudo-cylindriques, courant parallèlement à l'axe du corps et situés dans le tissu conjonctif sous-péritonéal, en dehors des muscles circulaires. Sur les coupes transversales, on reconnaît que ces faisceaux ont une structure semblable aux branches de bifurcation du ruban nerveux radial interne. Le tissu conjonctif ambiant forme des loges cylindriques, contenant un réseau conjonctif lâche, servant de substratum aux fibres nerveuses. Je soupçonne ces faisceaux d'avoir été pris, par Hamann, pour des lacunes du système sanguin.

[1] Hamann (O.), *loc. cit.*

CAVITÉ GÉNÉRALE ET MÉSENTÈRE.

L'intestin des Holothuries est maintenu dans la cavité du corps par un mésentère qui le suspend aux téguments et qui dérive de l'accolement des parois des vésicules péritonéales ; mais, par suite de la résorption en divers points de ces parois accolées, ce mésentère ne forme pas une cloison continue séparant en deux cavités distinctes la cavité générale de l'adulte qui, comme on le sait, dérive de la cavité des vésicules péritonéales de la larve. Il s'est presque totalement résorbé sur un des côtés du tube digestif, de telle sorte que, chez l'adulte, il semblerait que l'intestin a repoussé devant lui la paroi d'un seul sac péritonéal par un processus analogue à celui que présentent les animaux supérieurs. On ne reconnaît plus, en effet, qu'une lame mésentérique courant de l'extrémité supérieure à l'extrémité inférieure de l'animal, en décrivant des ondulations plus ou moins prononcées.

Pour bien comprendre la position et la forme de ce mésentère, nous allons suivre d'abord son insertion à la paroi du corps ; puis nous décrirons ensuite sa lame et enfin son bord libre. Prenons comme exemple le *Colochirus Lacazii*, chez lequel il présente une disposition qui nous permettra de mieux comprendre les parties qui le constituent.

La ligne d'insertion du mésentère à la paroi du corps court de l'extrémité supérieure à l'extrémité inférieure de l'animal. A son point de départ, elle est située au milieu de l'interradius dorsal médian. De là, elle se dirige de haut en bas, obliquement de dedans en dehors, et vient se placer à droite de la ligne médiane dorsale, qu'elle suit parallèlement jusqu'à l'union des deux tiers supérieurs avec le tiers inférieur du corps. Elle se recourbe ensuite de droite à gauche, traverse l'interradius dorsal médian, atteint l'ambulacre gauche du bivium, qu'elle franchit, et poursuit sa course en se redressant obliquement de bas en haut, en traversant l'interradius dorsal gauche, et, arrivée contre

l'interambulacre ventral gauche, se redresse verticalement pour courir parallèlement à lui. Arrivée au niveau de l'estomac, elle se recourbe obliquement de gauche à droite, franchit l'ambulacre ventral gauche, s'infléchit de haut en bas et de gauche à droite en coupant obliquement l'interradius ventral gauche, et, arrivée à l'ambulacre ventral médian, descend verticalement en restant toujours à sa gauche jusqu'à l'anus (pl. XXV, fig. 1).

La lame mésentérique, qui s'insère suivant cette ligne, aboutit par son autre bord à la génératrice externe du tube intestinal ; mais elle ne s'arrête pas là : embrassant l'intestin entre les deux feuillets qui la composent, elle se continue sur la génératrice diamétralement opposée, c'est-à-dire sur la génératrice axiale de l'intestin, et forme, le long de cette génératrice, une expansion membraneuse plus ou moins développée. Le bord libre de cette expansion représente en réalité le bord libre du mésentère, qui, pour être bien compris, ne doit pas être considéré comme correspondant à la génératrice externe de l'intestin, ainsi qu'on a l'habitude de le faire.

Chez l'espèce qui nous occupe, cette expansion membraneuse interne ne présente pas la même largeur sur toute la longueur de l'intestin ; en d'autres termes, son bord libre ne court pas parallèlement à l'intestin. Presque nulle sur l'estomac et la troisième branche de l'intestin, elle forme au contraire, entre la première et la deuxième branche de celui-ci, une lame continue fermant entièrement l'anse intestinale qui les sépare (pl. XXV, fig. 1, *lp'*). De telle sorte que son bord libre est extrêmement réduit, et est tendu à l'entrée de cette anse entre l'estomac et la deuxième courbure de l'intestin. Il en résulte que, quand l'animal est entièrement allongé, ce bord libre de l'expansion membraneuse s'étend en ligne droite d'un bout à l'autre du corps.

Ainsi l'intestin ne court dans le voisinage du bord libre du mésentère qu'à ses deux extrémités, tandis que la partie moyenne est située dans le milieu de la lame mésentérique.

Sur toute sa longueur, le mésentère ne s'insère pas à la paroi du corps par un bord continu ; son bord présente, au contraire, des échancrures nombreuses qui correspondent aux mailles du réseau dont il est formé. Les auteurs distinguent, en général, un mésentère dorsal et un mésentère ventral, déterminés par la place de leur insertion sur la paroi. Pour être complet, il faudrait y adjoindre un *mésentère latéral* pour désigner la partie qui s'insère sur le côté gauche du corps et qui réunit les deux précédents, et un *mésentère intermédiaire* pour la partie dépendant de l'expansion membraneuse et qui s'étend dans la première anse intestinale.

Le mésentère dorsal s'étend depuis l'extrémité buccale jusqu'au sommet de la première courbure ; il dépend donc entièrement de l'interambulacre médian du bivium.

Il est séparé en deux parties par une ligne qui, partant de la base de l'estomac, se dirige obliquement de haut en bas et d'avant en arrière, en passant par le centre des organes génitaux ; cette ligne est occupée par un organe appelé « canal problématique » par les uns, « vaisseau génital » par les autres (pl. XXV, fig. 1, *lg*, et pl. XXX, fig. 14, *lg*). Ce qu'il faut remarquer, c'est qu'elle ne s'arrête pas aux organes génitaux, mais se poursuit jusqu'à la paroi du corps.

La partie du mésentère située au-dessus de cette ligne a été nommée « mésoaire » par Carl Vogt et Yung[1], et présente dans l'espèce qui nous occupe une différence très notable avec la partie qui est au-dessous.

Ce mésoaire est triangulaire ; son côté inférieur est formé par le canal problématique ; son côté postérieur, par la ligne d'insertion aux téguments ; et son côté antérieur confine au bulbe et à l'œsophage. Ce dernier côté présente, en regard de l'œil-de-bœuf dorsal du bulbe aquopharyngien, une échancrure qui lui permet de franchir cette ouverture sans l'obstruer (pl. XXVIII, fig. 2).

Ce qui donne au mésoaire un intérêt tout particulier c'est la pré-

[1] C. Vogt et Yung, *loc. cit.*

sence entre ses feuillets des organes génitaux (g, g') et du canal du sable (s).

Ce dernier vient déboucher précisément dans l'échancrure du bord antérieur, son madréporite étant ainsi normalement dirigé vers la cavité du sinus péripharyngien par l'œil-de-bœuf correspondant.

Le centre des glandes génitales est situé tangentiellement au bord inférieur, et le conduit génital (g') qui en part traverse le mésoaire dans toute sa hauteur et va aboutir à son angle supérieur.

L'angle postérieur du mésoaire est renforcé par un ligament reliant le centre génital à la paroi du corps. Je n'ai jamais rencontré normalement le trou que Carl Vogt et Yung ont indiqué au milieu de son champ, trou qui serait destiné à donner passage à des tubes génitaux. Le trou indiqué par ces auteurs s'observe parfois ; mais il est toujours facile de reconnaître qu'il est le résultat d'une déchirure qui se fait en cette place, parce que le mésentère y est plus faible, et, si des tubes génitaux s'y trouvent parfois, c'est parce que ce sont eux qui, dans les contractions de l'animal, déterminent souvent cette rupture et qu'ils restent alors engagés dans l'ouverture qu'ils ont faite.

Le mésoaire est d'autant plus facile à déchirer qu'il est criblé de petites perforations disposées irrégulièrement et en nombre variable. Le nombre et la grandeur des perforations de la lame, entre le conduit génital et l'estomac, donnent à cette partie l'apparence d'un réseau délicat.

Le reste du mésentère dorsal (pl. XXX, fig. 14, p'), c'est-à-dire la partie située au-dessous du canal problématique, correspond uniquement à la première branche de l'intestin ; il est perforé d'une quantité d'orifices, beaucoup plus volumineux que ceux qui se présentent dans le mésoaire.

J'ai eu l'occasion d'observer le mésoaire chez un jeune individu ne présentant encore que le bourgeon d'un seul cul-de-sac génital, et j'ai remarqué qu'il n'était pas moins bien limité que chez l'adulte. La limite marquée par le canal problématique est même plus appa-

rente, par suite du plus grand développement des perforations de la deuxième portion du mésentère dorsal.

Le mésentère latéral forme une bande à peu près d'égale largeur sur toute sa longueur, et qui s'étend du sommet de la première courbure au sommet de la seconde courbure de l'intestin. Son insertion est située dans l'interambulacre dorsal gauche. Cette lame suspend à la paroi la seconde branche de l'intestin, et présente un grand nombre d'orifices qui la transforment en réseau.

Le mésentère ventral correspond au reste de l'intestin ; il s'insère à la paroi dans l'interambulacre ventral gauche, et présente un aspect analogue à celui du mésentère latéral.

Le mésentère intermédiaire est aussi résilliforme et d'une si grande délicatesse, qu'il passerait inaperçu dans une observation trop superficielle. Il ne se présente pas toujours ainsi chez les Dendrochirotes ; il est souvent réduit à un réseau à très grandes mailles, et quelquefois à quelques minces filets (pl. XXV, fig. 1, *lp'*).

Chez les Aspidochirotes, le mésentère intermédiaire n'offre pas avec l'intestin les mêmes rapports que chez les Dendrochirotes ; au lieu d'aboutir aux génératrices axiales des deux premières branches de l'intestin, il s'étend entre les génératrices externes de ces branches, continuant ainsi directement le mésentère dorsal et le mésentère latéral ; de telle sorte que l'intestin semble être non plus inclus dans la lame mésentérique, mais simplement tangent sur le côté droit de la lame formée par la réunion de ces trois parties du mésentère.

Disons maintenant quelques mots de la cavité générale et des loges qu'y déterminent les mésentères.

Les trois divisions du mésentère, telles que nous venons de les décrire, peuvent être considérées, si l'on fait abstraction des courbures, comme trois plans partant de l'axe du corps et divisant la cavité générale en trois tranches d'inégal volume : deux tranches à gauche du plan de symétrie de l'animal et une à droite égalant à peu près à elle seule le volume des deux autres.

Des deux tranches gauches, l'une est dorsale, comprise entre le

mésentère dorsal et le mésentère latéral ; l'autre ventrale, située entre le mésentère latéral et le mésentère ventral. La tranche droite est située à droite du mésentère dorsal et du ventral, et occupe donc à peu près à elle seule la moitié droite de la cavité générale.

De ces trois tranches, cette dernière seule s'étend d'un bout à l'autre du corps de l'animal. Les deux autres au contraire sont interrompues, la dorsale gauche par la courbure inférieure du mésentère, et la ventrale par la courbure supérieure.

Par suite de la présence du mésentère intermédiaire qui réunit les bords libres du mésentère dorsal et du mésentère latéral, la tranche dorsale gauche est transformée en une sorte de poche séparée du reste de la cavité générale, si ce n'est à la partie supérieure ; on trouve là quelque chose de comparable à une arrière-cavité des épiploons. Il est facile de mettre cette poche en évidence. Si, après avoir ouvert l'animal suivant notre méthode habituelle et l'ayant placé horizontalement, nous dirigeons une injection d'air sur la face interne de l'interradius dorsal gauche en allant de la bouche vers l'anus, nous voyons cette poche se gonfler en distendant le mésentère intermédiaire, qui paraît ainsi avec la plus grande évidence.

Ces tranches forment donc, dans la cavité générale, trois loges se distribuant les organes. La loge dorsale gauche contient le faisceau gauche des organes génitaux, et la vésicule de Poli chez les individus qui n'en ont qu'une seule ; la loge ventrale gauche renferme le tronc correspondant de l'organe arborescent, et la loge droite le faisceau droit des culs-de-sac génitaux et la branche droite des organes arborescents.

SYSTÈME AMŒBOPHORE [1].

Le système destiné à distribuer aux différents tissus les éléments nécessaires au maintien de leur *statu quo* vital est encore aujourd'hui imparfaitement connu. Deux opinions sont en pré-

[1] Hérouard (E.), *Note sur le système lacunaire dit sanguin et le système nerveux des Holothuries*, in *Comptes rendus*, 1887, 19 décembre.

sence depuis les premières recherches qui ont été faites à son sujet, sans que la question ait encore été définitivement tranchée en faveur de l'une ou de l'autre : l'une admet que ce système communique directement avec le système aquifère, formant ainsi par leur réunion un seul et même système ; l'autre que ces deux systèmes sont entièrement séparés.

En outre, la constitution du système amœbophore lui-même a été jusqu'ici incomplètement décrite chez les Holothuries.

Pour l'étudier, nous diviserons le sujet en deux parties : dans la première, nous traiterons des dépendances de ce système appartenant aux organes internes ; dans la seconde, de celles qui sont contenues dans la paroi du corps. Ces divisions correspondront non seulement à des particularités anatomiques, mais encore à des considérations historiques.

Nous prendrons comme type d'études un Dendrochirote, la C. Planci, qui présente un système amœbophore peu compliqué, et nous indiquerons au fur et à mesure les différences qui existent chez les Aspidochirotes.

Première partie. — Les parties du système amœbophore qui dépendent des organes internes sont généralement désignées sous le nom de système sanguin viscéral ou intestinal. Ce système se compose d'un système de lacunes parmi lesquelles on en distingue deux principales appelées lacunes marginales qui courent parallèlement l'une à l'autre le long de l'intestin où elles sont placées suivant deux génératrices diamétralement opposées : l'une externe, l'autre interne par rapport à l'axe du corps ; elles occupent donc les bords de contact des mésentères et de l'intestin.

La lacune marginale externe (pl. XXV, fig. 1, *l*) est aussi appelée quelquefois lacune dorsale, quoiqu'elle n'occupe réellement une telle position que sur la première branche de l'intestin. Elle s'étend depuis l'anneau aquifère jusqu'au cloaque et est atténuée vers ses deux extrémités.

Si, sur un point de son trajet, on fait une section transversale, on

voit qu'elle est comprise entre les deux feuillets du mésentère au point où ceux-ci s'écartent pour embrasser l'intestin, et qu'elle est souvent plus saillante sur une des faces de ce mésentère que sur l'autre. Sa lumière ne présente pas de parois propres ; elle est simplement formée par la réunion de lacunes qui sont en rapport, d'une part, avec celle de la substance conjonctive de l'intestin par l'intermédiaire des trema creusés entre les fibres musculaires circulaires de celui-ci (pl. XXIX, fig. 3, *o*), et du côté opposé avec les lacunes du réseau mésentérique, qui sont elles-mêmes en rapport avec celles de la paroi du corps.

Les mésentères dorsal, ventral et latéral présentent, en effet, sur toute leur étendue, des lacunes conjonctives au milieu desquelles se meuvent les Amœbocystes, et en colorant à l'aide du carmin acétique un des filets de leurs mailles, on voit facilement, par transparence, que ces Amœbocystes sont bien contenus dans l'intérieur, et on reconnaît nettement l'épithélium péritonéal qui tapisse la surface (pl. XXV, fig. 2).

Le mésentère dorsal seul présente une particularité digne de nous arrêter. Sur le bord inférieur du mésoaire, le canal problématique que nous avons mentionné en parlant de celui-ci est en effet formé par un écartement plus considérable des deux feuillets du mésentère, et représente un véritable conduit allant déboucher dans la lacune marginale externe de l'intestin, au niveau de l'extrémité inférieure de l'estomac, tandis que son autre extrémité s'atténue graduellement en s'avançant vers la paroi du corps, mais va, contrairement à ce qu'on pensait, au delà des organes génitaux qui, par conséquent, sont placés sur son trajet et non à son extrémité. Ce conduit est en rapport avec les lacunes conjonctives creusées dans la paroi des culs-de-sac génitaux (pl. XXV, fig. 1, *lg*, et pl. XXVIII, fig. 2, *lg*). Comme dépendance de la lacune marginale externe, nous devons encore citer un gros tronc anastomotique (pl. XXV, fig. 1, *lt*), à extrémités bifurquées, s'étendant entre la première et la seconde branche de l'intestin.

La lacune marginale interne (pl. XXV, fig. 1, *l'*), appelée aussi ventrale par opposition à la précédente, est formée comme elle par l'écartement des deux feuillets du mésentère ; mais pour elle, c'est du mésentère intermédiaire qu'il s'agit. Elle s'étend comme la lacune externe sur toute la longueur de l'intestin et est en rapport, comme elle, d'une part avec les lacunes conjonctives de la paroi de l'intestin, et d'autre part avec celle du mésentère dont elle dépend.

Dans l'espèce qui nous occupe, le réseau représentant ce mésentère est très réduit et n'est souvent formé que par quelques filets anastomotiques traversant la première anse intestinale (pl. XXV, fig. 1, *lp'*). Rappelons que ces lacunes contiennent dans leurs parois des fibres musculaires telles que les a indiquées Hamann [1].

A leur extrémité inférieure, les lacunes marginales sont en rapport avec les lacunes conjonctives de la paroi du cloaque et des organes arborescents (pl. XXIX, fig. 9, 10 et 13) ; à leur extrémité supérieure, avec celles de la paroi de l'anneau aquifère (pl. XXV, fig. 1, *q*). Celles-ci forment, par leur réunion, un cercle accolé à la base de cet anneau. Telles sont les différentes parties dont l'ensemble constitue le système amœbophore viscéral.

Chez toutes les Holothuries, ce système offre les mêmes parties constituantes, et les quelques différences qu'on y observe ne modifient pas son architecture d'ensemble. Toutes les variations qu'on y rencontre résident en effet, soit dans la simplification, soit dans la complication des anastomoses qui s'étendent en travers de la première anse intestinale, mais toujours nous retrouvons, aussi bien chez les Synaptes que chez les Aspidochirotes, les deux lacunes marginales de l'intestin ; il est vrai que, parfois, chaque lacune marginale, au lieu d'être formée par un seul canal, est formée par un faisceau de canaux parallèles réunis l'un à l'autre par une quantité d'anastomoses transversales ; mais l'ensemble des canaux compo-

[1] Hamann (O.), *loc. cit.*

sant chacun de ces faisceaux représente morphologiquement une lacune marginale.

Voyons donc en quoi consistent les différences que présentent les anastomoses de la première anse intestinale. Chez les Synaptes, l'anse intestinale n'existe pas, et sa disparition a entraîné avec elle celle de ces anastomoses ; il n'existe pas en un mot de mésentère intermédiaire. Chez les Dendrochirotes auxquels appartient l'espèce que nous avons prise comme type, toutes les différences résident dans le plus ou moins grand nombre d'anastomoses de la lacune marginale interne, ou, en d'autres termes, dans la présence plus ou moins complète du mésentère intermédiaire.

Chez les Aspidochirotes, au contraire, nous trouvons une complication plus grande. Le mésentère intermédiaire ne dépendant plus, ainsi que nous l'avons vu, de la lacune marginale interne, mais de l'externe, la lacune interne ne présente plus qu'un seul et unique gros tronc anastomotique. Nous trouvons, en un mot, l'inverse de ce qui existait chez la *C. Planci;* le gros tronc anastomotique que présentait chez celle-ci la lacune marginale, externe dépend ici de la lacune interne ; tandis que le réseau qui s'étendait entre les deux branches de la lacune interne dépend maintenant de la lacune externe. Ici encore ce réseau est formé par des anastomoses s'étendant d'un côté à l'autre de l'anse intestinale ; mais leur volume est plus considérable ; et les anastomoses secondaires qui s'étendent entre elles sont en bien plus grand nombre. Le nombre des anastomoses principales appartenant à ce réseau est variable suivant les espèces, mais on peut dire d'une façon générale qu'elles sont disposées comme si l'anse de l'intestin, d'abord peu profonde, s'était creusée graduellement, abandonnant de place en place un dédoublement de ses lacunes marginales qui figurent ainsi sous forme d'anastomoses, comme des zones d'accroissement indiquant les positions successives occupées par l'anse intestinale.

Les anastomoses secondaires s'étendant entre la deuxième branche de l'intestin et les anastomoses principales de l'anse présen-

tent dans cette famille une particularité remarquable ; elles offrent chacune, dans le milieu de leur trajet, un renflement fusiforme formé par une grande quantité de vaisseaux capillaires résultant de leur subdivision.

Occupons-nous maintenant de la deuxième partie du sujet, c'est-à-dire des dépendances du système amœbophore, qui appartiennent à la paroi du corps.

Nous en avons déjà rencontré les principales parties constituantes dans l'étude que nous avons faite des téguments et du système nerveux, à savoir : la zone moyenne de la paroi, d'une part ; et les lacunes radiales, d'autre part.

Comme nous l'avons vu, la zone moyenne est composée d'un tissu conjonctif, dont les fibres forment un réseau très lâche entre les mailles duquel se déplacent les amœbocystes; cette disposition nous indique que cette zone est une dépendance du système amœbophore. Nous savons, en effet, qu'elle se relie à la partie viscérale de ce système, à l'extrémité supérieure, par l'intermédiaire des lacunes du tissu conjonctif de la partie externe du bulbe aquopharyngien (pl. XXIX, fig. 2), desquelles dépendent précisément celles qui forment le cercle amœbophore accolé à la base de l'anneau aquifère, d'une part avec les lacunes marginales, et d'autre part avec les lacunes de la paroi du pharynx qui font suite à celles des suspenseurs péripharyngiens, à l'extrémité inférieure, par l'intermédiaire des tractus péricloacaux avec les lacunes conjonctives du cloaque (pl. XXIX, fig. 10 et 13). En outre, la lacune périphérique se met en rapport avec la lacune marginale externe, sur toute sa longueur, par l'intermédiaire du mésentère.

C'est de la lacune périphérique que partent les amœbocystes, pour se rendre dans la zone externe de la paroi, et pour cela ils paraissent suivre de préférence le trajet des filets nerveux qui s'y rendent ; aussi, rencontre-t-on souvent des amœbocystes accolés aux filets nerveux qu'on a extraits de cette zone; mais, je le répète, ces amœbocystes ne sont pas des éléments des filets nerveux, comme on les

a figurés quelquefois, mais bien des éléments étrangers qui y sont restés adhérents.

Les cinq lacunes radiales partent du cercle amœbophore (pl. XXVI, fig. 8, *lh*); chacune d'elles (pl. XXVI, fig. 8, λ) monte verticalement en se creusant un chemin dans la paroi qui sépare le sinus péripharyngien du vaisseau aquifère radial, se recourbe au dehors en même temps que ce vaisseau et se trouve dès lors placée dans la cloison qui sépare le vaisseau aquifère du canal subnervien (pl. XXVII, fig. 2 à 8).

En regard de chaque tube ambulacraire, la lacune radiale envoie une branche qui, ainsi que nous l'avons vu à propos du système nerveux, se trouve accolée au côté interne du tronc nerveux et creusée dans la cloison qui sépare celui-ci du vaisseau aquifère, dans une position entièrement comparable à celle qu'occupe la lacune radiale dans le radius. Elle semble, dans le tube ambulacraire, faire saillie dans la lacune sous-épithéliale, occupée par les muscles longitudinaux (pl. XXVIII, fig. 4, λ'). Avant d'avoir atteint l'extrémité distale du tube, cette lacune disparaît, et, au niveau de cette disparition, la zone moyenne de la paroi contient une quantité d'amœbocystes granuleux, parsemés de quelques points de pigment jaune, dont la présence pourrait bien avoir quelques rapports avec l'extrémité de la lacune. Chez le *Colochirus Lacazii*, les tubes ambulacraires du dos contiennent une si grande quantité de ces éléments, que le tégument présente à ce niveau un renflement annulaire très apparent.

Les tubes tentaculaires, comme on était en droit de s'y attendre, présentent aussi une branche de la lacune radiale (pl. XXVI, fig. 8, λ'). Au niveau du canal de communication que le vaisseau aquifère radial envoie vers le tentacule, la lacune radiale fournit une branche qui longe ce canal (pl. XXVI, fig. 4, et pl. XXVII, fig. 3, λ', et fig. 4, λ'), mais qui, plus longue que lui, continue sa course jusqu'à la génératrice médiane de la face du tentacule, tournée du côté du pharynx. Une fois cette génératrice atteinte, cette

branche se recourbe à angle droit et remonte verticalement. Elle ne présente pas les mêmes rapports sur tout son trajet ; tandis que, dans la partie du tentacule qui est au-dessus du collier nerveux, elle est comprise entre le canal subnervien tentaculaire et la cavité du tentacule, au-dessous de ce collier, elle est située entre le sinus péripharyngien et cette cavité.

Ainsi donc, du cercle amœbophore péripharyngien partent cinq lacunes radiales qui envoient une branche dans chaque tube ambulacraire, y compris les tentacules.

Ce système de lacunes présente un contenu qui se montre sur les coupes avec l'aspect d'un coagulum homogène, dans lequel sont inclus, de place en place, des amœbocystes. Nous avons vu quels étaient les caractères de ce coagulum, nous n'y reviendrons pas.

Chez toutes les Holothuries qu'il m'a été permis d'observer, j'ai constaté l'existence des lacunes radiales et de la grande lacune conjonctive de la paroi du corps.

Les lacunes que nous venons de rencontrer aux différents points du corps ne sont pas toutes comparables les unes aux autres ; elles se composent de deux espèces de lacunes qui représentent comme une première ébauche de différenciation entre un système sanguin et un système lymphatique.

La première espèce, qui comprend les lacunes radiales, les lacunes marginales et le canal génital, est représentée par de véritables lacunes, c'est-à-dire par des espaces entièrement vides, dans lesquels peut être contenu un fluide nourricier qu'on retrouve sur les coupes à l'état de coagulum, doué d'une structure histologique et de propriétés histochimiques particulières.

La deuxième espèce, qui comprend toutes les autres, n'est pas, à vrai dire, représentée par de véritables lacunes, car le réseau des fibres conjonctives, dont les mailles forment ces pseudo-lacunes, est entièrement inclus dans une substance fondamentale, anhyste, gélatineuse, et les Amœbocystes, pour circuler dans ces mailles, sont

obligés de se creuser un chemin dans cette substance fondamentale; le fluide du système ne pénètre pas dans ces lacunes, aussi n'y rencontre-t-on jamais rien de semblable au coagulum que présentent les autres lacunes.

Ici, comme ailleurs, le développement d'un système sanguin a marché parallèlement à la localisation de la surface digestive, en un point inégalement éloigné des différents points du corps. Quand, en effet, chez un animal, la distance à parcourir, pour se rendre en cheminant à travers les tissus, de la surface digestive aux différents points du corps, est sensiblement la même, il n'existe pas de système sanguin; le système lymphatique pourvoit seul au transport des corpuscules chargés des principes nourriciers; mais, quand ces différents points sont inégalement éloignés de cette surface, la présence d'un système de canaux devient alors nécessaire pour transporter plus rapidement les corpuscules aux tissus les plus éloignés. L'adjonction de cette canalisation au système lymphatique peut être regardée comme une voie de communication stratégique permettant de répandre également sur tous les points, à un moment donné, les éléments destinés à réparer les pertes qu'ont eues à subir les tissus dans l'accomplissement de leurs fonctions.

Nous voyons donc que, chez les Holothuries, les lacunes conjonctives constituent un système parfaitement comparable au Schizocœle des autres Échinodermes.

Physiologie. — Y a-t-il lieu d'assimiler la lacune marginale interne à une artère, et la lacune externe à une veine? Telle était l'opinion émise par Cuvier et soutenue par Tiedeman et Semper ; je ne suis pas de cet avis. Ces auteurs raisonnent seulement d'après ce que présentent les *Holothuria*, et ce qui les détermina à concevoir leur théorie de la circulation est la présence des houppes vasculaires fusiformes du mésentère intermédiaire, houppes dans lesquelles l'organe respiratoire serait venu apporter les éléments propres à l'hématose. Partant de là, le sang qui arrivait à ces houppes devait être veineux, et, comme elles dépendaient de la lacune marginale

dorsale, ils firent de celle-ci une veine; et comme la lacune ventrale présentait des contractions plus apparentes que la dorsale, ils en firent une artère. Mais, chez les Dendrochirotes, ces houppes n'existent plus; il n'est cependant pas douteux que le réseau du mésentère intermédiaire qui, lui, existe encore, et qui s'enchevêtre avec la branche gauche de l'organe arborescent, joue le même rôle chez les Aspidochirotes et chez les Dendrochirotes, et comme, chez ceux-ci, il dépend, non plus de la lacune marginale dorsale, mais bien de la ventrale, on arriverait, en appliquant ici le même raisonnement que celui qui a conduit ces auteurs à leur conception de la circulation, à considérer la lacune dorsale comme une artère, et la ventrale comme une veine; on aboutirait, en d'autres termes, à être obligé de renverser entièrement le système circulatoire des Aspidochirotes pour expliquer celui des Dendrochirotes.

D'ailleurs, le raisonnement qui a servi à ces auteurs pour arriver à ces conclusions s'appuie sur une simple hypothèse, à savoir : que les houppes du mésentère intermédiaire sont des appareils destinés à l'hématose, tandis qu'elles me paraissent bien plutôt jouer là le rôle d'appareil rénal.

Je pense, au contraire, que les deux lacunes marginales jouent un rôle à peu près semblable. Les Amœbocystes revenant, comme le pensait Cuvier, de la paroi du corps par le mésentère, tombent dans la lacune dorsale et passent de là dans la lacune ventrale, par l'intermédiaire des capillaires intestinaux, et les contractions de ces lacunes tendent à chasser le fluide qu'elles contiennent vers leurs extrémités. Ces contractions ont lieu au niveau de la première courbure et se propagent dans les deux sens; aussi, le fluide, trouvant un écoulement plus rapide vers l'extrémité supérieure du corps par suite de la présence des lacunes radiales, le courant qui se dirige vers l'extrémité inférieure revient-il vers l'extrémité supérieure, par l'intermédiaire des branches anastomotiques qui traversent l'anse intestinale.

Ces anastomoses ne sont donc, en réalité, que des chemins de

traverse dans lesquels passent des courants dérivés du courant principal.

En réalité, le fluide contenu dans les lacunes libres du système amœbophore n'est pas soumis à une véritable circulation; renfermé dans un système de cavités qui ne sont pas disposées en circuit, il ne présente qu'un mouvement de va-et-vient irrégulier, sollicité par les contractions des lacunes marginales et par celles des tentacules des tubes ambulacraires et de la paroi du corps, qui agissent sur les lacunes marginales et leurs dépendances.

Ce qui ressort clairement de l'étude qui précède, c'est que Cuvier, avec sa clairvoyance habituelle, est de tous les auteurs celui dont les idées se rapprochaient le plus de la vérité. On pense d'ordinaire que ce savant illustre admettait, comme Delle Chiaje [1], une communication entre le système amœbophore et le système aquifère. Les disciples du célèbre zoologiste français, dans leur ardeur à défendre les idées du maître, ont été entraînés à donner à certaines d'entre elles une signification qu'eût certainement désavouée leur auteur, et ils ont fait de cette opinion, qu'ils croyaient sienne, une question d'école.

Voilà ce que dit Cuvier [2] en parlant des vaisseaux de l'intestin chez l'*Holothuria tubulosa :*

« La branche supérieure, arrivée à une certaine hauteur, se bifurque ; puis les deux rameaux se réunissent par le moyen d'un collier qui entoure l'œsophage et qui fournit cinq branches, lesquelles suivent la masse charnue de la bouche et se distribuent ensuite dans l'enveloppe générale du corps par cinq artères principales, toutes longitudinales.

« J'ai dit plus haut que le sang remonte de cette enveloppe par des veines qui remplissent les mésentères. »

Comment les auteurs, en lisant ces phrases, ont-ils pu croire que Cuvier avait confondu le système amœbophore avec le système aqui-

[1] Delle Chiaje, *loc. cit.*
[2] Cuvier, *loc. cit.*

fère ? Ce qui ressort nettement de la description précédente, c'est que Cuvier laisse entièrement de côté le système aquifère, et, sans doute, a-t-on été entraîné à donner à cette description un sens qu'elle n'avait pas, parce que Cuvier, dans son *Anatomie comparée*, ne parle pas du système aquifère, soit par oubli, soit, ce qui est plus probable, volontairement, puisqu'il dit, quelques lignes plus haut, qu'il ne renonce pas à perfectionner un jour sa description par des observations nouvelles.

Mais ce qui prouve bien que Cuvier n'a pas entendu parler dans tout cela du système aquifère, c'est qu'il ne cite aucune des parties apparentes de ce système, dont certaines, comme les vésicules de Poli par exemple, ne peuvent, par suite de leur volume et de leur position, échapper même à l'examen d'un observateur peu habile, et je ne pense pas que ce soit le cas pour l'homme illustre duquel nous parlons.

En résumé, Cuvier a donné sur le système sanguin des Holothuries une description exacte et plus complète que toutes celles qui ont été données après lui, car il connaissait non seulement l'existence du cercle amœbophore péripharyngien, mais encore celle des cinq lacunes radiales ; et ses disciples, qui croyaient défendre ses idées en admettant l'unité du système aquifère et du système sanguin, ne faisaient que les combattre en faveur de l'opinion italienne, formulée par Delle Chiaje.

Onze ans plus tard, le soi-disant fondateur de l'école allemande, Tiedeman, dans son ouvrage remarquable sur les Échinodermes, ne fit, en ce qui concerne les Holothuries, que contrôler les idées de Cuvier sur la constitution du système sanguin en renversant simplement le sens de la circulation, et en n'indiquant que les origines des cinq lacunes radiales. D'ailleurs, dans la question qui nous occupe, peu importe les nationalités ; la vérité est toujours bonne à prendre de quelque pays qu'elle vienne, et, si j'ai insisté un peu longuement pour rendre à Cuvier les idées qui ont été les siennes, c'est surtout pour montrer combien on doit se mettre en

garde contre ces ouvrages bâtards où des disciples, dans le but louable de faire refleurir l'œuvre du maître, intercalent, au milieu des idées de celui-ci, leurs idées personnelles, qui plus tard sont considérées comme ayant été celles du maître.

Le système amœbophore et le système aquifère sont, en effet, entièrement séparés l'un de l'autre, car de ce que les amœbocystes peuvent passer de l'un dans l'autre par diapédèse, il n'en résulte pas qu'on doive les considérer comme constituant un seul et même système ; sans quoi, d'ailleurs, on serait obligé d'y adjoindre la cavité générale qui présente, dans ses rapports avec le système amœbophore, le même privilège.

Le revêtement de la cavité générale et du système aquifère présente, en effet, une disposition très instructive au point de vue de la physiologie comparée. Il présente de place en place des stomates mettant ces cavités en rapport avec les lacunes du tissu conjonctif sous-jacent. On retrouve là quelque chose de comparable à ce que Recklinghausen indiqua chez les Vertébrés : les représentants, en un mot, des stomates ou bouches absorbantes, que Ranvier décrivit dans ses remarquables leçons sur les lymphatiques. Semper n'avait donc pas tort de considérer la cavité générale comme dépendant de l'appareil aquifère. Ces deux organes ont la même origine larvaire ; ils se sont séparés pour accomplir des fonctions distinctes pendant la période évolutive, et, une fois cette période franchie, ils se remettent en communication. Tout d'ailleurs porte à croire que, chez la plupart des Échinodermes, la communication du système aquifère avec l'extérieur n'a une existence utile que pendant le développement. M. Prouho[1] (p. 146) ne nous a-t-il pas montré ce fait intéressant que, chez les Spatangues adultes, le canal du sable est interrompu au milieu de son trajet.

Outre les auteurs précédemment cités, rappelons que Muller, Selenka, Greeff, Teuscher, Jourdan et Hamann[2] se sont aussi occupés

[1] Prouho, *loc. cit.*

[2] Muller (J.), Selenka, Greef, Teuscher, Jourdan, Hamann, *loc. cit.*

de cette question ; mais le cadre que nous nous sommes tracé ne nous permet pas d'analyser chacun de ces travaux en détail. Rappelons seulement ce fait qui a son importance au point de vue des homologies : c'est que Muller considérait l'ensemble du canal subnervien et de l'espace extranervien comme un vaisseau sanguin, au milieu duquel courait le tronc nerveux radial ; cette opinion, qui paraît être aujourd'hui reprise par Teuscher, n'est pas exacte : ces cavités ne font pas suite aux lacunes de l'intestin ; ce sont simplement des organes de protection du tronc nerveux. D'ailleurs, Muller lui-même abandonna cette manière de voir ou tout au moins émit des doutes sur elle.

Homologies. — Les homologies du système amœbophore des Holothuries avec celui des Oursins sont frappantes. Si nous nous reportons à l'étude du Dorocidaris, nous voyons que les lacunes marginales (Prouho, pl. XVIII, *vi* et *ve*) occupent dans les mésentères une position comparable à ce que nous avons trouvé chez les Holothuries; que, là aussi, elles aboutissent à un anneau péripharyngien, d'où partent cinq lacunes radiales occupant dans les ambulacres des positions identiques.

Le mésentère, qui, chez le Dorocidaris, descend verticalement le long de l'œsophage, réunissant celui-ci à la glande ovoïde (Prouho, pl. XVIII, fig. 3, *mo*, *mir*), représente le mésentère dorsal des Holothuries. La portion *mir* en est le mésoaire, et *mo* en est la partie inférieure ; le réseau sanguin de la glande ovoïde qui, chez d'autres Oursins, forme un canal, est l'homologue du canal problématique ou génital des Holothuries, et le canal du sable occupe dans ce mésentère une position parfaitement comparable ; mais l'espace qui sépare le réseau sanguin et le canal du sable chez le Dorocidaris, et qui là est occupé par la glande ovoïde, n'est plus occupé chez les Holothuries que par le mésentère. Les deux feuillets de ce mésentère, qui, chez le Dorocidaris, s'étaient écartés pour loger dans leur intervalle la glande ovoïde, se sont accolés chez les Holothuries par suite de l'absence de cet organe. Cependant on observe dans cette

situation, à la base du canal du sable, un tissu très lacunaire bourré d'amœbocystes, qui pourrait bien représenter une glande ovoïde rudimentaire.

Si, sans s'inquiéter des noms qu'ont employés les divers auteurs pour désigner les organes, on ne considère que les faits, les homologies ne sont pas moins nettes pour les Astéries; mais, si je m'en occupe, cela n'est pas que j'ai le dessein de traiter la question des homologies dans tout le groupe des Échinodermes, mais parce que certaines opinions, soutenues encore actuellement, sont identiques aux idées que Muller avait émises d'abord pour les Holothuries et qu'il abandonna plus tard.

La glande ovoïde et le canal du sable sont, chez les Astéries, renfermés dans une enveloppe qui représente le mésoaire des Holothuries; c'est la paroi du sac hydrophorique (Perrier) ou du sinus axial (Cuénot); les lacunes que ce sac présente dans sa paroi correspondent en partie au canal génital amœbophore des Holothuries et au réseau sanguin de la glande ovoïde du Dorocidaris. Comme chez ceux-ci, les organes génitaux s'y développent vers l'extrémité inférieure, et, vers l'extrémité supérieure, ces lacunes vont se jeter dans un anneau sanguin oral, ou cercle amœbophore péri-intestinal, duquel partent cinq lacunes radiales.

Ces cinq lacunes radiales, que M. Prouho a montrées chez le Dorocidaris et dont j'ai indiqué la présence chez les Holothuries, n'ont rien de commun avec les sinus radiaux des Astéries; nous devons chercher les homologues de ces lacunes dans le tissu conjonctif s'étendant entre le sinus radial, qui représente ici le canal subnervien des Holothuries, et le vaisseau aquifère radial. Nous trouvons ces lacunes dans les figures mêmes du travail de M. Cuénot (pl. VI, fig. 1, Cuénot), qui a pensé n'avoir affaire là qu'à une déchirure, contrairement à ce que Ludwig a montré; mais les homologies sont tellement frappantes avec ce qu'offrent les Oursins et les Holothuries, cette déchirure se présente si fréquemment (Cuénot, pl. IV, fig. 7; pl. VI, fig. 1 et 24) à cette place, que nous avons là, à n'en pas dou-

ter, l'homologue de la lacune radiale des Oursins et des Holothuries.

En résumé, le système amœbophore, représenté originairement par la cavité de segmentation de la larve, englobe uniformément le tube digestif et les vésicules vaso-péritonéales et aquifères. Lorsque, dans la suite du développement, ces vésicules tendent à accoler leurs parois à celles du tube digestif et du corps, le système amœbophore tend à disparaître ; c'est alors que la voie par laquelle les amœbocystes doivent se rendre de la région digestive aux régions périphériques s'accuse, suivant le chemin le plus direct, en formant les cinq lacunes radiales.

ORGANES ARBORESCENTS ET ORGANES DE CUVIER

Organes arborescents.

La disposition et la constitution des organes arborescents sont connues depuis les travaux de Semper, Teuscher, Jourdan et Hamann [1]; ce sont des diverticulums du tube digestif, et leurs parois présentent la même succession de couches que celui-ci. Nous n'insisterons donc que sur leur épithélium cœlomial et leurs fonctions qui sont incomplètement connus.

Ces organes se divisent en deux troncs principaux qui occupent toujours, dans la cavité générale, une position bien déterminée. Le tronc gauche est toujours situé dans la tranche ventrale gauche de cette cavité, et le tronc droit dans la tranche droite. Chaque tronc est suspendu à la paroi par des tractus disposés en files verticales et dont les lacunes centrales dépendent du système amœbophore et mettent en communication les lacunes de la paroi du corps avec celles de la paroi de l'organe arborescent.

Ces organes sont avant tout un appareil hydrostatique chargé d'équilibrer le vide qui tend à se produire dans la cavité du corps quand l'animal se dilate. Les culs-de-sac terminaux ne présentent

[1] Semper, Teuscher, Jourdan, Hamann, *loc. cit.*

pas, comme l'ont prétendu Semper et Hamann, d'orifice à leur extrémité, faisant communiquer la cavité générale avec le milieu ambiant. Ce sont de véritables cæcums au sens propre du mot, et ce qui a pu faire croire à l'existence d'un tel orifice, c'est que quand ces organes sont vides, leur paroi se plisse, présente des ondulations annulaires, et l'ondulation terminale qui occupe le sommet du cæcum offre, en son centre, un léger enfoncement. Mais si l'on injecte cet organe de façon à le distendre, ou ce qui vaut mieux, si, profitant du moment où l'animal est entièrement distendu, on ferme l'anus et qu'on ouvre la cavité générale, les arborisations de l'organe se développent alors dans le liquide ambiant en extension absolue ; on constate facilement que ce prétendu orifice a complètement disparu ; Carl Vogt et Yung [2] ont donc eu raison de nier son existence.

Quand on observe ces organes incomplètement gonflés d'eau, on remarque que la surface des cæcums est ciliée et plus ou moins couverte de villosités renflées en massues (pl. XXX, fig. 6). Si nous plaçons ce cæcum dans de l'eau de mer et que nous l'observions au bout d'une heure environ, nous voyons que l'aspect de la surface a changé entièrement ; les villosités ont disparu et sont remplacées par une membrane boursouflée extrêmement mince, présentant de place en place des îlots de points noirs entourant un noyau (pl. XXX, fig. 2, 3 et 8).

Cette membrane est séparée de la couche conjonctive sous-jacente par une grande lacune sous-épithéliale au travers de laquelle sont tendus, comme des cordes, des prolongements qui se détachent précisément de cette membrane, et qui la relient au tissu conjonctif sous-jacent. Aux points d'où ces prolongements partent, la membrane présente un noyau entouré de granulations noires.

Nous avons là un remarquable exemple de notre forme épithéliale à prolongements conjonctifs. En raison même des fonctions respira-

[1] C. Vogt et Yung, *loc. cit.*

toires qui appartiennent à l'organe arborescent, cet épithélium est ici doué d'un grand pouvoir osmotique. Les villosités qui, tout à l'heure, recouvraient la surface, étaient formées par les prolongements des cellules de cet épithélium contre lesquels la membrane épithéliale, en s'affaissant, était venue s'accoler. Le milieu avec lequel cette membrane était en contact ayant changé, l'endosmose s'est produite, et la membrane s'est soulevée graduellement à mesure que le liquide pénétrait dans la lacune sous-épithéliale, et est arrivée finalement à présenter l'aspect vésiculeux, boursouflé dont nous l'avons vue revêtue.

Cette membrane qui, ainsi distendue, devient extrêmement transparente, laisse voir l'intérieur de la lacune dans laquelle viennent affluer une quantité parfois considérable d'amœbocystes qui s'y meuvent avec une assez grande rapidité. A l'instar des cellules lymphatiques des vertébrés, les amœbocystes des Échinodermes vont au-devant de l'oxygène, et leurs mouvements s'accélèrent dans un milieu aéré (pl. XXX, fig. 2 et 8). Le revêtement péritonéal de la vésicule de Poli présente les mêmes particularités (pl. XXIX, fig. 5).

Je n'ai pu m'assurer, par suite de sa situation, si l'épithélium interne des organes arborescents présente les mêmes particularités que l'externe; cependant l'aspect qu'il présente me le laisse supposer.

Les organes arborescents des Holothuries possèdent des fonctions multiples. Outre les fonctions hydrostatiques que nous avons indiquées, ils servent encore à l'excrétion, à la respiration et probablement aussi à l'amœbocystogenèse.

Si nous sortons brusquement une Holothurie de l'eau où elle vit, nous voyons jaillir par son anus, ainsi que le jet d'une seringue, un filet d'eau ; c'est l'organe arborescent qui, sollicité par la contraction de la paroi du corps, expulse le liquide dont il était rempli. C'est à cette particularité que ces animaux doivent les expressions imagées que les marins des différentes nations emploient pour les désigner.

Si nous recueillons cette eau, ce qu'il est facile de faire en présentant un récipient à l'extrémité de la trajectoire du jet qu'elle forme, nous voyons qu'elle contient divers éléments cellulaires, à savoir : des amœbocystes et des cellules du revêtement épithélial de l'organe, mais en général ce sont les cellules à granulations brunes qui sont les plus nombreuses. Une coupe à travers la paroi de l'organe arborescent aurait pu nous faire présager ce fait ; sur une telle coupe, en effet, nous voyons, immédiatement au-dessous de l'épithélium de la lumière, des amas de cellules à granulations brunes. Ces amas, parfois considérables, distendent la paroi et forcent celle-ci à faire saillie dans la cavité de l'organe. On comprend dès lors que la chute des cellules épithéliales permette à ces masses pigmentaires de tomber dans cette cavité et d'être entraînées par le reflux de l'eau qui pénètre dans l'organe. Ces faits semblent nous montrer que l'organe arborescent possède des fonctions excrétrices et que les cellules à granulations brunes sont des matières de rebut.

Carus (p. 121) a trouvé de la guanine dans les organes arborescents de l'*Holothuria pentactes* et de la *Cucumaria frondosa ;* car, comme l'a fait remarquer Semper, c'est par erreur que cet auteur a indiqué les organes de Cuvier comme présentant cette particularité, puisque ceux-ci n'existent pas dans ces deux espèces.

La présence de cette substance dans les organes arborescents vient à l'appui des fonctions que j'ai attribuées aux houppes amœbophores du mésentère intermédiaire des Holothuria, houppes qui s'enchevêtrent avec les cæcums, appartenant à la branche gauche de l'organe.

Ces cæcums jouent ici le rôle de tubes excréteurs, les houppes représentent des pelotons vasculaires comparables aux glomérules de Malpighi, et leur ensemble est constitué comme un appareil d'excrétion.

Les fonctions de respiration de ces organes ont été trop souvent décrites, et sont trop évidentes pour qu'il soit nécessaire d'y revenir en détail. Mentionnons seulement quelques particularités qui s'y rapportent.

Le mouvement respiratoire est beaucoup plus actif chez le jeune que chez l'adulte. Ainsi une *Thyone subvillosa* de 40 millimètres de longueur rejette de l'eau par l'anus toutes les soixante-quatorze secondes en moyenne, tandis qu'un individu mesurant seulement 15 millimètres la rejette toutes les trente-sept secondes et demie.

On pense souvent que tout l'organe arborescent entre en jeu et se contracte pour chasser rythmiquement par l'anus l'eau qu'il contient; il n'en est rien. L'appareil étant rempli d'eau, les cæcums terminaux se contractent et se distendent individuellement et sans ordre, forçant ainsi le liquide à circuler dans leur intérieur; pour chasser l'eau par l'anus, c'est le tronc principal et le cloaque qui entrent seuls en jeu. Le cloaque fonctionne donc comme réservoir destiné à fournir aux cæcums respiratoires le liquide oxygéné nécessaire et est capable d'absorber et de rejeter l'eau. On conçoit d'ailleurs, étant donné le rôle que jouent les organes arborescents dans l'extension du corps, que si les branches se contractaient toutes ensemble, le volume de l'animal subirait une contraction appréciable : il n'en est rien.

Comme dépendant de la respiration, il faut aussi considérer des étranglements annulaires de la paroi du corps se déplaçant d'une extrémité à l'autre, et qui font évidemment circuler le liquide de la cavité générale autour de l'organe arborescent. Ces contractions doivent aussi jouer un rôle important dans le déplacement des amœbocystes de la lacune périphérique, car si nous nous souvenons que, dans la paroi, la zone interne seule est musculaire, et que cette zone est peu adhérente à la zone externe par suite de l'interposition de la lacune périphérique, nous comprendrons que cette contraction annulaire entraîne avec elle une dilatation de cette lacune.

Les organes arborescents jouissent probablement aussi de fonctions amœbocystogénétiques.

Les amœbocystes, par suite du rôle considérable qu'ils jouent dans l'organisation des Échinodermes, ont été un objet d'études

pour la plupart de ceux qui se sont occupés de ces animaux; aussi les opinions les plus contradictoires ont-elles été émises tant sur leurs rapports avec les animaux qui les contiennent que sur leur évolution, et il faut avouer que parmi toutes les opinions émises, il n'en est pas une qui soit assise sur des observations suffisamment probantes pour ne pas appartenir au domaine des hypothèses.

Sans nous arrêter aux idées de certains savants qui veulent voir dans ces éléments des parasites et non des productions propres au milieu intérieur de l'animal qui les possède, idées qui me paraissent dénuées de fondement étant données la généralité et l'uniformité avec lesquelles ces éléments se rencontrent chez les Échinodermes, les amœbocystes ont été considérés tantôt comme appartenant au tissu conjonctif, tantôt comme des éléments propres au système sanguin. L'opinion qui prédomine actuellement est celle qui veut voir dans ces éléments des formations comparables aux cellules lymphatiques; c'est assurément à cette dernière opinion que je me range.

Quant au lieu de production de ces éléments, on considère comme tel des organes lymphoïdes représentés par la glande ovoïde, quand elle existe et par les vésicules de Poli; mais en ce qui concerne l'évolution de l'élément lui-même, on ne connaît pour ainsi dire rien de certain.

Le liquide de la cavité générale et celui du système aquifère sont ceux qui ont servi le plus souvent à l'étude de ces éléments. On y rencontre plusieurs formes cellulaires qui sont :

Première forme. — Des cellules applaties qui semblent être froissées surtout dans le liquide de l'appareil aquifère. Elles sont de couleur jaune pâle ou vert jaunâtre (pl. XXVI, fig. 12), et si on les traite par le carmin acétique, elles se gonflent, prennent une forme globuleuse, et on voit alors à leur intérieur le noyau coloré en rouge et une vacuole claire (pl. XXX, fig. 13); d'autres fois elles contiennent trois ou quatre grosses granulations. Ces cellules appartien-

nent à l'endothélium de revêtement ; on en trouve parfois plusieurs réunies jointivement indiquant bien leur origine.

Deuxième forme. — Des cellules à longs pseudopodes présentant un noyau volumineux arrondi, et qui sont bordées d'une zone claire d'où émanent les pseudopodes.

Troisième forme. — Des cellules muriformes à petit noyau et entièrement remplies de sphérules réfringentes et émettant des pseudopodes massifs faisant à peine saillie sur le pourtour de la cellule (pl. XXV, fig. 6).

Quatrième forme. — Des cellules à longs pseudopodes et contenant des granulations d'un jaune brunâtre plus ou moins foncé, et en quantité plus ou moins grande (pl. XXVI, fig. 9). Traitées par le carmin acétique, elles laissent apparaître un noyau assez volumineux (pl. XXVI, fig. 13).

Telles sont les formes principales généralement indiquées.

Pour les uns, c'est la cellule muriforme qui descend de la cellule granuleuse ; pour d'autres c'est la cellule à pigment qui dérive de la cellule muriforme ; pour d'autres enfin ces éléments sont entièrement différents l'un de l'autre. Il semble à vrai dire exister des formes de passage entre la troisième et la deuxième forme, aussi bien qu'entre la quatrième et la deuxième.

Certains éléments de la deuxième forme, après le traitement par le carmin acétique, laissent voir une ébauche de division de protoplasma qui paraît tendre à la formation des sphérules, et le noyau des cellules à longs pseudopodes semble se réduire graduellement.

De même on voit ces cellules à longs pseudopodes contenir une quantité plus ou moins grande de granulations pigmentaires et présenter ainsi des formes qui se rapprochent de plus en plus des cellules à granulations. Il semblerait donc que les cellules à longs pseudopodes évoluent soit vers la troisième soit vers la quatrième forme. Cette conception cependant n'explique pas les faits suivants ; on rencontre parfois, dans la cavité générale, une, deux, jus-

qu'à trois cellules muriformes renfermées dans une cellule dont elles ont repoussé le protoplasma et le noyau vers un des pôles (pl. XXX, fig. 10).

Il serait difficile de concevoir comment ces cellules muriformes se trouvent à l'intérieur d'une autre cellule sans admettre qu'elles y aient pris naissance. D'autre part, j'ai observé, dans la paroi de l'organe arborescent, des cellules muriformes abandonnant une de leurs sphérules. Pour cela on voit d'abord les sphérules se rassembler et laisser libre un des pôles de la cellule. Bientôt ce pôle adhère au tissu ambiant et l'amœbocyste s'éloignant abandonne une petite masse de protoplasma clair avec une des sphérules qui s'y est insinuée, et l'amœbocyste continue à se mouvoir comme par le passé (pl. XXX, fig. 5). A quoi répond ce phénomène accompli pendant la vie de la cellule muriforme? Doit-on voir là l'expulsion d'un élément de rebut ou un acte se rapportant à la genèse de ces éléments ou bien encore un phénomène précédant sa disparition? Il faudrait, pour trancher la question, voir ce que devient et la petite masse protoplasmique abandonnée par l'amœbocyste, et l'amœbocyste lui-même.

De ces faits isolés, il serait difficile de tirer comme conclusions autre chose que des hypothèses ; je me contenterai donc de relater ces observations.

Quoi qu'il en soit, sans rien présumer sur le mode de production, la grande quantité d'amœbocystes de volume très variable qui se rencontrent dans la paroi de l'organe arborescent, la surexcitation de la vitalité de ces éléments dans un milieu oxygéné semble indiquer qu'on est en présence d'un organe lymphoïde.

Organes de Cuvier.

Un petit nombre des espèces qui se rencontrent sur les côtes de France présentent des organes de Cuvier. A Roscoff, on trouve assez fréquemment l'*Holothuria Catanensis*, qui offre un bel exemple de ces organes.

L'organe arborescent présente, chez cette espèce, certaines particularités (pl. XXX, fig. 1). Au lieu d'être composé, comme cela a lieu d'ordinaire, de deux branches à peu près d'égal volume, il présente ici une branche gauche considérablement développée (*d'*), qui prolonge directement le tronc commun originel, tandis que la branche droite (*d*) n'offre plus qu'un faible volume et semble n'être plus qu'une dépendance du précédent. Au-dessous de la branche droite, le tronc commun porte six petites branches accessoires (*d''*).

Le tronc gauche (*d'*) présente à sa base, et du côté opposé où viennent déboucher ces différentes branches, une dilatation assez considérable; et, si, fendant longitudinalement la paroi de ce tronc, nous mettons à découvert la face interne de cette dilatation, nous voyons qu'elle est percée d'une quantité de petits orifices serrés les uns contre les autres et occupant toute la longueur de la dilatation; ces orifices sont les origines des tubes de Cuvier. Ceux-ci viennent déboucher individuellement dans la dilatation par chacun de ces orifices et forment, sur sa face externe, une houppe volumineuse de cæcums cylindriques (*o*).

M. Jourdan [1] a donné de ces organes une description histologique assez complète; revenons, cependant, sur la disposition des fibres musculaires transversales, et sur les rapports qu'elles présentent avec l'épithélium en gouttière.

Ces muscles sont représentés par un cordon, dont l'épaisseur est formée par deux éléments musculaires accolés. Ce cordon s'étend d'un bout à l'autre du tube, en décrivant une spirale régulière pouvant s'allonger et se resserrer comme un ressort à boudin (pl. XXX, fig. 4, *m'*). Les cellules en gouttière, indiquées par M. Jourdan, sont des cellules parallélogrammatiques, sensiblement égales entre elles et à grand axe, dirigé parallèlement à l'axe du tube (pl. XXX, fig. 4). Elles sont accolées l'une à l'autre, de façon à former une spirale qui correspond exactement à celle du muscle spiral lui-même. Dans la

[1] Jourdan, *loc. cit.*

planche XXX, figure 4, on voit, par transparence, différentes portions du muscle spiral sous le plan des cellules en gouttière qui, ainsi que le montre la figure, sont granuleuses à leurs deux extrémités. Le cordon musculaire spiral semblerait, d'après cette figure, correspondre au milieu des files transversales des cellules, mais, en réalité, ce sont les lignes de jonction de ces files qui sont en regard du muscle.

Quand les muscles longitudinaux se contractent, ces files de cellules se plient en leur milieu, de telle sorte qu'un tube de Cuvier contracté semble être taraudé comme une vis.

Physiologie. — Les tubes de Cuvier sont considérés actuellement comme étant des organes de défense. Partisans des causes finales, les auteurs ont attribué à ces organes de telles fonctions, parce qu'ils adhèrent remarquablement aux objets qui les touchent. L'observation des faits contredit cette manière de voir. Les tubes de Cuvier sont simplement des organes arborescents transformés, éminemment extensibles et contractiles, adaptés à des fonctions glandulaires spéciales. Ce sont, en effet, de véritables tubes creux ; et si les auteurs n'ont pas toujours admis l'existence d'une cavité centrale, c'est qu'ayant eu affaire à des tubes contractés, cette cavité était oblitérée. Les orifices de ces tubes, dans la dilatation de l'organe arborescent, présentent un sphincter, et, pour que l'eau ambiante pénètre dans l'intérieur d'un des tubes, il faut que son sphincter s'ouvre.

Quand l'eau que contient la dilatation est comprimée par les contractions de sa paroi, elle force l'entrée des sphincters et pénètre dans les tubes. Ce fait est facile à observer expérimentalement; il suffit, pour cela, de faire une ligature à l'anus et d'inciser la paroi du corps, pour mettre les organes de Cuvier à découvert. On voit ainsi que l'eau qui pénètre dans un tube le dilate graduellement, en partant de la base jusqu'à l'extrémité. Ces tubes se développent sans ordre et, suivant la plus ou moins grande quantité d'eau comprimée dans la dilatation du tronc de l'organe arborescent, un plus ou moins grand nombre d'entre eux se dilate. Quand, un nombre suffisant

de tubes s'étant développés, la pression de l'eau contenue dans la dilatation du tronc est équilibrée avec la pression extérieure par suite de ces saignées successives, alors la pénétration de l'eau dans les tubes cesse, et ceux des tubes qui ne s'étaient pas complètement développés demeurent tels qu'ils étaient au moment où les pressions se sont trouvées en équilibre : c'est pourquoi on trouve souvent un certain nombre de ces tubes dilatés seulement à leur base.

L'intérieur de ces tubes est tapissé par des cellules sphériques, caduques.

Les auteurs ne s'expliquent qu'imparfaitement sur la façon dont ces tubes sont expulsés. Cette sortie des tubes, qui est regardée par eux comme un fait normal, n'est, en réalité, que le premier acte de l'expulsion du tube digestif, quand l'animal se trouve placé dans de mauvaises conditions d'existence. Quand la paroi du cloaque commence à se déchirer, les tubes de Cuvier, qui sont les organes les plus rapprochés de cette déchirure, s'y engagent et se dilatent dans l'eau ambiante, par un processus analogue à celui que nous avons indiqué expérimentalement.

Nous voyons donc que ces organes n'ont rien de commun avec un organe de défense, mais que ce sont simplement des organes glandulaires spéciaux.

ORGANES GÉNITAUX.

Les organes génitaux présentent, dans toute la classe des Holothuries, une même situation : leur centre est toujours placé dans le mésentère dorsal, sur la ligne qui sépare le mésoaire de la partie inférieure de ce mésentère, ligne qui est suivie, ainsi que nous l'avons vu déjà, par la lacune génitale amœbophore. La position qu'occupe le centre génital sur cette ligne diffère suivant le cas. Chez les Aspidochirotes, il est très voisin de l'intestin et parfois même tangent à la lacune marginale externe. Chez les Dendrochirotes, au contraire, il est placé à peu près à égale distance de l'intestin et de la paroi du corps; quelquefois même il est plus rapproché de celle-ci.

Un ligament puissant, situé dans le mésentère, suspend ce centre à la paroi du corps.

Les culs-de-sac génitaux qui partent de ce centre (pl. XXV, fig. 1, *g*) forment, chez les Dendrochirotes, deux groupes symétriques, l'un à droite, l'autre à gauche du mésentère dorsal ; ils sont en général tubuliformes ; on en rencontre cependant de dilatés comme dans le *Colochirus Lacazii.* Ils sont soit simples soit dichotomisés, et, dans ce cas, les différentes branches semblent articulées l'une sur l'autre.

Le conduit génital court entre les deux feuillets du mésoaire (pl. XXVIII, fig. 2, *g'*) ; tantôt il est cylindrique, d'autres fois il présente une dilatation où les œufs subissent peut-être une sorte d'incubation ; il se dirige soit vers l'angle supérieur du mésoaire, comme chez les Dendrochirotes, et débouche alors dans l'aire tentaculaire entre les deux tentacules dorsaux, soit vers son côté dorsal, et débouche alors sur la face dorsale de l'animal.

J'ai eu l'occasion d'observer un jeune *Colochirus Lacazii* (pl. XXX, fig. 14), qui ne présentait encore qu'un cæcum génital, et dont le conduit génital était incomplètement formé. Sa partie moyenne présentait une solution de continuité, comme si le canal était produit par deux bourgeons cellulaires partis des deux extrémités et se dirigeant l'un vers l'autre ; chez d'autres, il paraissait se développer sur place sur toute sa longueur; quoi qu'il en soit, le cordon cellulaire écarte, en se développant, les deux feuillets du mésoaire, et les lacunes situées dans les angles d'écartement de celui-ci contiennent une grande quantité de cellules à pigment brun, de telle sorte que, par transparence, le conduit génital paraît bordé de deux bandes de points bruns. A son extrémité, le conduit se termine par une papille génitale, très longue chez les Thyone (*Thyone fusus*, *Thyone subvillosa*). J'ai observé chez une *Thyone fusus* que cette papille est parfois bifurquée à son extrémité.

La structure histologique des culs-de-sac génitaux a été indiquée par M. Jourdan chez l'adulte. Chez le *Colochirus Lacazii*, les cæcums ovariens présentent un épithélium péritonéal formé de cellules

très élevées dissociées sur toute leur hauteur et réunies seulement par leurs extrémités ; elles contiennent des globules hyalins beaucoup plus petits que ceux qui existent dans les cellules muriformes, et leurs noyaux sont situés environ à l'union de leur quart externe avec leurs trois quarts internes.

De place en place on observe dans cet épithélium des amas granuleux sphériques volumineux contenant un certain nombre de noyaux, amas très comparables à ceux qu'on observe dans la paroi de l'intestin. Au pied des cellules épithéliales se trouvent, comme l'a indiqué M. Jourdan [1], des fibres musculaires transversales. Je n'ai jamais rencontré les fibres longitudinales indiquées par Hamann [2].

La couche conjonctive qui vient ensuite contient une grande quantité d'amœbocystes venus du canal génital amœbophore avec lequel cette couche est en rapport ; elle est recouverte par l'épithélium qui revêt la lumière du cæcum et duquel naissent les produits génitaux.

Chez les Holothuries, le bourgeon donnant naissance aux organes génitaux est formé par un amas de cellules sphériques situé dans le tissu conjonctif du mésentère tangentiellement au canal génital amœbophore ; il ne présente pas ici, comme M. Cuénot [3] l'a montré pour les Astéries, un revêtement épithélial propre, mais est simplement noyé dans le tissu conjonctif du mésentère. De ce bourgeon central naissent successivement des bourgeons latéraux qui donnent les cæcums génitaux. Chacun de ces bourgeons, par la prolifération des cellules qui le constituent, repousse le tissu conjonctif qui est devant lui, ainsi que l'endothélium péritonéal mésentérique qui le recouvre, et ceux-ci, pour faire face à cette augmentation d'étendue, prolifèrent simultanément. Bientôt les cellules situées au centre du bourgeon s'écartent, et la cavité du cæcum apparaît. A mesure

[1] Jourdan, *loc. cit.*
[2] Hamann, *loc. cit.*
[3] Cuénot, *loc. cit.*

que le cæcum augmente de volume, cette cavité s'accentue, et l'anneau que forme autour d'elle les cellules du bourgeon diminuant de plus en plus d'épaisseur, finit par ne plus être composé que d'une seule rangée de cellules qui forme l'épithélium simple qui tapisse la cavité du cæcum adulte.

Nous voyons donc encore ici une preuve que le mésentère dorsal des Holothuries est représenté chez les Oursins par le mésentère qui, se détachant de l'œsophage, embrasse la glande ovoïde et le canal du sable, et, chez les Astéries, par la paroi du sac hydrophorique.

A mesure que nous descendons dans l'embranchement des Échinodermes, nous assistons à une complication de plus en plus grande des organes génitaux ; mais toujours leur point de départ est situé dans l'épaisseur d'un mésentère correspondant au mésentère dorsal des Holothuries. Tandis que, chez celles-ci, le bourgeon primitif situé sur le trajet du canal génital amœbophore émet à droite et à gauche du mésentère dorsal les culs-de-sac génitaux et cesse dès lors de cheminer plus avant vers la paroi du corps, chez les Astéries, au contraire, ainsi que l'a montré M. Cuénot, le bourgeon génital primitif continue sa marche pour former le pentagone génital, en donnant naissance, sur son trajet, aux glandes génitales par une prolifération latérale.

ÉNUMÉRATION DES ESPÈCES.

Dans le tableau suivant, j'indique les espèces que j'ai rencontrées à Banyuls et à Roscoff :

A Banyuls.	A Roscoff.
Holothuria tremula, Gunn.	. . . .
Holothuria impatiens, Forsk.	. . . .
Holothuria Poli, D. Ch.	. . . .
. . . .	Holothuria catanensis, Grub.
Holothuria tubulosa, Gm.	. . . .
Stichopus regalis, Cuv.	. . . .
. . . .	Colochirus Lacazii, n. sp.

A Banyuls.	A Roscoff.
Cucumaria brunnea, Forbes (ocnus). .	Cucumaria brunnea, Forbes (ocnus). .
. . . .	Cucumaria lactea, Forbes . . . . .
Cucumaria Kirchsbergii, Heller . . .	. . . .
Cucumaria Planci, Brdt.	. . . .
Cucumaria tergestina, Sars.	. . . .
Cucumaria pentactes L. (elongata Dub. et Kor.).	. . . .
. . . .	Semperia Drummondii (Holothuria), Thomson.
Semperia Barroisii (?) Lpt..	. . . .
Thyone fusus, Mull.	. . . .
. . . .	Thyone subvillosa, n. sp. . . . . .
Thyone aurantiaca, Cost.	. . . .
. . . .	Thyone roscovita, n. sp. . . . . .
. . . .	Synapta inhœrens, Mull. . . . . .
Synapta digitata, Mont.	. . . .

Nous voyons qu'une espèce est commune aux deux stations.

Quelques indications complémentaires ne seront pas inutiles pour certaines des espèces indiquées dans le tableau ci-dessus.

Holothuria catanensis Grube. — Cette grande Holothurie qu'on rencontre à Roscoff répond nettement à la description de Grube. L'organisation interne présente les particularités suivantes. Les muscles longitudinaux sont plats, lamelleux, peu puissants, larges de 8 à 9 millimètres. Le système aquifère présente une seule vésicule de Poli de 35 millimètres de long au niveau de l'interambulacre ventral gauche; le cul-de-sac tentaculaire, situé à droite du mésentère dorsal, présente une extrémité bifurquée. Les organes arborescents présentent un tronc gauche très volumineux; le tronc droit semble n'être qu'une dépendance du précédent par suite de son volume beaucoup moins considérable (pl. XXX, fig. 1); leur tronc commun est rattaché à la paroi du corps par deux séries longitudinales de tractus puissants qui vont s'insérer de chaque côté du muscle longitudinal ventral droit. Entre ces deux séries de tractus, il existe six petites branches accessoires dépendant du tronc commun de l'organe arborescent et qui semblent être destinées à suppléer à l'insuffisance du tronc droit au-dessous duquel elles sont placées.

Le tronc gauche présente à sa base une dilatation assez volumineuse développée aux dépens de la paroi située du côté opposé au tronc droit. C'est sur la convexité de cette ampoule que viennent s'insérer les tubes de Cuvier qui forment là un groupe ramassé de cæcums tubuliformes, atténués à leurs extrémités, de couleur blanche opaque, et qui ne deviennent translucides que si l'eau de mer pénètre à leur intérieur. Le système sanguin présente dans le mésentère intermédiaire une riche vascularisation, et les houppes y sont très développées. Le gros vaisseau anastomotique transverse dépend du vaisseau ventral et n'est pas bifurqué à ses extrémités comme chez l'*Holothuria tubulosa*. Tout le système vasculaire est couleur chair. Dans l'exemplaire femelle que j'ai observé, les organes génitaux formaient un seul groupe situé à gauche du mésentère dorsal, à 12 millimètres du bord inférieur de l'anneau aquifère. A ce niveau, le vaisseau dorsal de l'intestin s'écarte et vient passer au centre génital qui semble ainsi être fixé sur lui ; aussi le vaisseau génital est-il très réduit. Les cæcums génitaux sont de couleur jaune orangé intense ; ils se dichotomisent en trois ou quatre branches et atteignent 120 millimètres de longueur. Le conduit génital est court ; il forme une ampoule très dilatée comprimée dans l'épaisseur du mésoaire et va déboucher sur la face dorsale.

Cette espèce, surtout spéciale à la Méditerranée, n'avait jamais été trouvée dans des régions aussi septentrionales.

Colochirus Lacazii, *n. sp.* (pl. XXXI, A). — J'ai décrit précédemment cette intéressante espèce que j'ai dédiée à mon vénéré maître M. H. de Lacaze-Duthiers. Cette espèce est d'autant plus intéressante, qu'elle représente un type de passage très net entre les Colochirus et les Cucumaria. Elle se rattache au premier par la différence très marquée qui existe entre la face dorsale et la face ventrale ; les tubes ambulacraires sont nombreux dans les ambulacres ventraux, tandis que les tubes papilliformes du dos sont très espacés l'un de l'autre, et, quand ils rentrent, ils laissent, à la surface des téguments, une élévation verruqueuse. On constate cependant sur les

animaux vivants que ces tubes papilliformes possèdent encore une ventouse, mais très réduite. De toutes les Holothuries que j'ai rencontrées, c'est la seule qui possèdent des culs-de-sac génitaux en forme de poires comprimées, et ce caractère, qui, ainsi que la forme des corpuscules calcaires, la rapproche des espèces de Chine et du Chili décrites par Ludwig[1] sous les noms de *Cucumaria exigua* et *Chilensis*, pourrait à lui seul servir à la différencier des autres espèces qui existent sur les côtes de France. J'ai eu l'occasion d'observer, à Roscoff, de jeunes individus de cette espèce, et les remarques que j'ai pu faire sur les corpuscules calcaires m'engagent à revenir sur ces éléments. J'ai pu, grâce aux exemplaires de divers âges que j'ai rencontrés, acquérir la certitude de ce fait intéressant que, chez le jeune, les corpuscules calcaires peuvent être non seulement différents, mais encore plus compliqués que chez l'adulte et être résorbés pendant l'accroissement de l'animal. Chez les individus très jeunes, nous trouvons, en effet, deux couches de corpuscules présentant une différence très nette : une couche profonde composée de lames volumineuses, figures 4 et 13, celles représentées par la figure 4 formées du corpuscule calcaire fondamental et d'un plus ou moins grand nombre de mailles des verticales V et V′ du réseau théorique étant de beaucoup les plus abondantes ; et une couche de corpuscules superficiels hémisphériques, figures 8 et 18, présentant des mailles de premier, de deuxième et même de troisième ordre toutes incomplètement fermées ; certains d'entre eux, comme le montre la figure 8, présentent des branches terminales contournées dans tous les sens qui donnent à ces formations l'aspect, peu habituel pour les corpuscules calcaires des Holoturies, d'une tête de Méduse. Si, maintenant, nous prenons un exemplaire un peu plus âgé, nous voyons apparaître, entre ces deux couches et immédiatement au-dessus de la couche profonde, de nouvelles formations calcaires, et, à mesure que nous nous adressons à des indi-

[1] Ludwig (H.), *Beitrage zur Kenntniss der Holothurien*, in : *Arbeiten aus dem zoolog. zootom. Institut in Würzburg*, 1874.

vidus de plus en plus âgés, nous voyons ces nouveaux corpuscules se former de plus en plus près de la surface de la paroi du corps, et en outre devenir de plus en plus petits, figures 12, 5, 17 et 15, et simultanément nous assistons à la résorption graduelle des corpuscules superficiels, si bien que quand l'animal est complètement développé, ceux-ci ont complètement disparu de la paroi du corps.

Nous voyons donc que le jeune et l'adulte présentent, au point de vue des formations calcaires, des différences si marquées, que, si nous n'avions pas eu pour nous éclairer des individus d'âges intermédiaires, nous aurions été tentés de les considérer comme deux espèces différentes.

Cucumaria (*lactea?*) *Forbes* (pl. XXXI, E). — L'espèce de laquelle nous allons nous occuper doit représenter l'*Ocnus lacteus* de Forbes[1]. La description donnée par cet auteur est insuffisante pour en acquérir la certitude; mais étant donnée sa présence en un lieu voisin de celui où Forbes rencontra cette espèce, il est probable que c'est elle que cet auteur a eu entre les mains.

Cette petite Holothurie, observée à l'état vivant, paraît engourdie, raide. La moitié inférieure du corps présente des mouvements tout particuliers; tantôt elle se tortille et donne à l'animal l'aspect d'une serpule ; d'autres fois elle se tord sur son axe. La paroi est blanche et translucide chez le jeune, blanche rosée et opaque chez les individus âgés, et, chez ceux-ci, les tentacules sont courts et de couleur jaune orange. Les tubes ambulacraires sont peu développés, bien moins nombreux dans les ambulacres du dos que dans ceux du ventre. Les grands individus peuvent atteindre 25 millimètres de longueur.

Le tégument est rude au toucher par suite de l'abondance des corpuscules calcaires. Comme chez le *Colochirus Lacazii*, le jeune présente deux couches formées de corpuscules de formes très différentes : une couche profonde, représentée par de grandes lames

[1] Forbes (Edw.), *A History of British Starfishes and other animals of the clas Echinodermata*, London, 1841.

calcaires (fig. 1 et 3) ayant de grandes analogies avec celles de ce *Colochirus ;* mais, tandis que, chez celui-ci, ce sont les plaques formées par les mailles du corpuscule fondamental et des verticales du réseau qui dominent, chez la *Cucumaria lactea*, ce sont celles composées des mailles du corpuscule fondamental et des diagonales qui sont les plus nombreuses; et une couche superficielle formée de corpuscules trapus (fig. 8), en corbeille présentant des mailles de premier, deuxième, troisième et quatrième ordre, toutes incomplètement fermées ; les branches qui forment ces mailles incomplètes sont courtes et ramassées. Ici encore, à mesure que l'animal grandit, nous voyons entre ces deux couches apparaître de nouvelles formations calcaires (fig. 5, 4, 2 et 7) qui se rapprochent de plus en plus de la surface, et qui deviennent de plus en plus petites, mais nous n'assistons plus, comme chez le *Colochirus Lacazii*, à une résorption des corpuscules superficiels; ceux-ci subsistent chez l'adulte tels qu'ils étaient chez le jeune. Les corpuscules intermédiaires sont assez semblables comme forme à ceux du *Colochirus Lacazii*, mais sont plus noueux.

Couronne calcaire (fig. 6) présentant des fleurons radiaux notablement plus élevés que les interradiaux et à sommet profondément échanchré; les trois fleurons médians ventraux sont soudés. Muscles rétracteurs courts, s'insérant à l'union du quart supérieur avec les trois quarts inférieurs des muscles longitudinaux. Système aquifère à contenu orangé ; deux vésicules de Poli ventrales, un canal du sable peu sinueux. Estomac de petite taille, intestin transparent. Organes génitaux à cæcums non ramifiés, tubuliformes.

Cucumaria brunnea, Forbes (*Ocnus*) (pl. XXXI, B). — On était en droit, étant donnée la situation géographique de Roscoff, de s'attendre à trouver dans cette localité une faune présentant une certaine analogie avec celle de la mer d'Irlande d'où Forbes[1] a tiré plusieurs des espèces d'Holothuries qu'il a décrites ; c'est en effet ce qui

[1] FORBES, *loc. cit.*

arrive : l'*Ocnus brunneus*, découvert par Forbes, se rencontre en très grande abondance sur les côtes de Bretagne. Il vit là en compagnie de l'espèce précédente, sur les bancs de coquillages, où il est facile de s'en procurer à l'aide de la drague. C'est, contrairement à ce qu'on pensait, une espèce différente de l'*Ocnus lacteus ;* d'ailleurs, faisons remarquer qu'en admettant que ces deux espèces soient les mêmes, c'est l'*Ocnus brunneus* qui devrait avoir la priorité.

Les exemplaires que j'ai trouvés à Roscoff répondent en tous points à la description de l'*Ocnus brunneus* donnée par Forbes; même aspect extérieur, même habitat, même grandeur.

Les corpuscules calcaires ont une disposition analogue à celle indiquée pour les deux espèces précédentes ; la couche profonde est encore représentée par des lames volumineuses (fig. 1 et 5), mais, tandis que, chez celles-ci, ces lames étaient allongées, soit dans le sens des verticales du réseau, soit dans le sens des diagonales, elles sont ici plus larges, plus régulièrement développées. Les corpuscules superficiels (fig. 3) rappellent assez la forme de ceux de la *Cucumaria lactea;* mais les mailles de premier ordre y sont fermées pour la plupart. Entre ces deux formes extrêmes, nous trouvons des corpuscules (fig. 2) présentant des nœuds très accusés et de plus en plus petits à mesure qu'on se rapproche de la périphérie.

La couronne calcaire présente des fleurons radiaux étranglés en leur milieu et à base profondément échancrée, tandis que les fleurons interradiaux sont moins élevés, non étranglés et à base peu échancrée.

J'ai trouvé cette espèce non seulement à Roscoff, mais aussi à Banyuls, au milieu des algues calcaires où elle vit en troupes nombreuses à une quinzaine de mètres de profondeur.

Semperia Drummondii (*Holothuria*). Thompson (pl. XXXI, D). — Dans les fentes de rochers qui avoisinent Roscoff, on trouve encore une espèce intéressante, ne serait-ce que par les difficultés qu'elle a présentées à ceux qui ont voulu lui assigner une place dans la clas-

sification. Son histoire est vraiment propre à faire comprendre combien il est nécessaire d'une observation minutieuse pour assigner d'une façon exacte non seulement l'espèce, mais encore le genre auquel se rapportent certaines Holothuries. Nous voyons, en effet, cette espèce décrite par Pourtales, sous le nom de *Colochirus gemmata*, être renvoyée par Verril dans le genre *Thyonella*, placée par Sélenka parmi les *Thyonidium*, mise par Semper dans le genre Thyone, et finalement, Lampert en faire une *Semperia*. Nous allons voir, en outre, que l'espèce trouvée à Concarneau et décrite par M. Barrois sous le nom de *Cucumaria Lefevrii* doit aussi prendre place dans cette énumération.

Les exemplaires qu'on rencontre à Roscoff sont le plus souvent bruns clairs, présentant, surtout vers l'extrémité supérieure, des maculations noirâtres confuses, sans contours limités. Les tentacules et l'aire tentaculaire sont de couleur noire intense chez les adultes. Les tubes ambulacraires se présentent très nettement sur deux rangées dans les cinq ambulacres. Dans les interambulacres, la peau est rugueuse et ne semble pas au premier abord présenter de tubes interambulacraires chez les animaux contractés; mais, si on regarde avec beaucoup d'attention, on aperçoit çà et là de petits disques à fleur de peau qui sont plus pâles que la couleur de la paroi, et souvent rendus plus nets par un cercle noir qui les entoure. Si l'animal étend ses tubes ambulacraires, on voit surgir, à la place de ces disques, de petits tubes beaucoup moins volumineux que ceux des radius. Il est d'ailleurs facile, chez l'animal contracté, de les mettre en évidence ; il suffit pour cela de fendre la zone externe de la paroi, et de décortiquer l'animal comme nous l'avons indiqué précédemment ; on voit ainsi sur la face interne de cette zone une foule de petits pertuis (fig. 10) qui représentent les matrices des tubes interambulacraires, et, à la surface de la zone interne, on voit s'élever ceux-ci débarrassés de leur paroi résistante. Une injection du système aquifère montre aussi avec la plus grande netteté la présence des tubes interambulacraires internes, faisant

saillie dans la cavité générale. L'existence des tubes interambulacraires n'est donc pas douteuse.

L'identité de cette espèce avec celle de Concarneau, décrite par M. Barrois [1] sous le nom de *Cucumaria Lefevrii*, est incontestable; j'ai vu des exemplaires vivants dans cette localité identiques à ceux de Roscoff, et les spicules figurés par cet auteur sont absolument les mêmes (fig. 2, 3, 4, 6 et 7). L'existence des tubes interambulacraires, qui avait échappé au descripteur, probablement parce qu'il avait eu affaire à des exemplaires trop jeunes, ne laisse aucun doute sur la place qu'on doit assigner à cette espèce : c'est une Semperia, et avec toute évidence, la *Semperia* (*Colochirus*) *gemmata Pourtales*. La couronne calcaire seule semble différer quelque peu parfois de la figure qu'en a donnée Sélenka; mais j'ai vérifié sur de nombreux exemplaires que la configuration de celle-ci est très variable suivant les individus auxquels on s'adresse, comme on peut s'en assurer par les figures 1, 5, 8 et 9.

Les trois espèces indiquées par Forbes sous les noms de *Cucumaria communis*, de *Cucumaria Drummondii* et de *Thyone Portlockii* ont été réunies avec raison par Theel [1] sous le nom de *Thyonidium Drummondii;* mais il y a plus, les descriptions et les figures données par Forbes se rapportent entièrement à des exemplaires de différents âges et plus ou moins contractés de *Cucumaria Lefevrii Barrois*, de Roscoff. Nous aurons donc, en résumé, la synonymie suivante :

Semperia Drummondii (*Holothuria*), Thompson, 1840.
Cucumaria Communis, Forbes, 1841.
Cucumaria Drummondii, Forbes, 1841.
Thyone Portlockii, Forbes, 1841.
Colochirus gemmata, Pourtales, 1851.
Thyonidium gemmatum, Sélenka, 1867.

[1] Barrois (Th.), *Catalogue des Crustacés podophthalmaires et des Échinodermes recueillis à Concarneau durant les mois d'août et septembre*, 1880. Lille, 1882.

[2] Theel in « Challenger », *Report on the Holothurioidea dredged*, by H. M. S.; *Challenger during the years*, 1873-1876, part. II, p. 1-290, pl. I-XVI.

Thyone gemmata, Semper, 1867.

Thyonella gemmata, Verril, 1872.

Cucumaria Lefevrii, Barrois, 1882.

Semperia gemmata, Lampert, 1885.

Thyonidium Drummondii, Theel, 1885.

Il existe à Roscoff deux espèces de Thyone qui ne représentent, avec une certitude suffisante, aucune des espèces décrites. L'une habite la grève où on la rencontre à mer basse ; nous l'appellerons la *Thyone Roscovita;* l'autre qui habite à des profondeurs plus considérables, que nous désignerons sous le nom de *Thyone subvillosa*, pour rappeler qu'elle est voisine de la *Thyone villosa*, trouvée par Semper à Cebu.

Thyone Roscovita, *n. sp.* (pl. XXXII, fig, 6, 15 et 16). — Elle mesure de 70 à 80 centimètres du bord de l'aire tentaculaire à l'anus quand elle est étendue. Forme droite, cylindrique, atténuée vers ses extrémités. Tégument gris rosé piqueté de brun. Tentacules gris, piquetés de brun, grands et touffus, les deux ventraux plus petits que les autres. Aire tentaculaire rosée, piquetée de noir; ce piqueté plus dense y forme une ligne dans l'axe de chaque interradius. Tubes ambulacraires nombreux répandus sur tout le corps et de couleur jaune pâle.

Les corpuscules calcaires n'existent ni dans la paroi du corps, ni dans celle des tentacules, ni dans celle des tubes ambulacraires, excepté dans les dix tubes ambulacraires terminaux qui bordent l'anus (fig. 15, *a*, *b* et *c*). Tous les tubes ambulacraires présentent dans leurs ventouses un disque calcaire bien développé (fig. 6).

L'anus présente cinq dents radiales triangulaires, à côtes échancrées s'appuyant par leurs angles inférieurs sur des plaques interradiales imbriquées, périanales.

Couronne calcaire (fig. 16) composée de fleurons allongés, étroits, taillés brièvement en pointe à l'extrémité supérieure. Inférieurement, les fleurons radiaux sont prolongés en fourche; muscles

longitudinaux puissants ; ils donnent insertion aux rétracteurs un peu au-dessus de leur milieu. Une vésicule de Poli à gauche du mésentère, longue de 22 à 23 millimètres, contenant un coagulum orangé. Canal du sable grêle, droit, dressé verticalement. L'intestin présente un estomac court dont la moitié inférieure est mouchetée de pigments bruns; l'intestin proprement dit est très long et de couleur jaune. Les organes génitaux sont formés de deux files de cæcums symétriques par rapport au mésentère et insérés le long du canal excréteur sur une étendue de 30 millimètres.

Thyone subvillosa, *n. sp.* (pl. XXXII, fig. 2, 3, 4, 5, 7, 9 et 10). — Elle peut atteindre 40 millimètres de longueur. Elle présente à l'état vivant des particularités surtout bien apparentes chez le jeune. L'animal étant fixé par la face ventrale, le corps est affaissé et étalé sur le plan qui le supporte, et la bouche et l'anus prennent une position dorsale. Quand l'animal met en jeu son organe arborescent, la région périanale s'allonge verticalement en un long tube. Tégument de couleur grise présentant parfois une ligne brune au milieu des interradius. Tubes ambulacraires répandus sur toute la surface du corps ainsi que les corpuscules calcaires.

Les corpuscules qui appartiennent au jeune sont beaucoup plus compliqués que ceux qui apparaissent dans la suite du développement. Chez le jeune, en effet, nous trouvons des lames (fig. 5) présentant des mailles de cinquième et de sixième ordre; tous les corpuscules qui naissent plus tard ne sont plus représentés que par le corpuscule fondamental (fig. 2, *a*, *b*, *d* et *e*) auquel s'ajoute parfois une maille de deuxième ordre (D : 2). Tous ces corpuscules, aussi bien ceux du jeune que ceux de l'adulte, présentent sur leur face externe un pilier sur le nœud (V : 1 : 1 : 1), et le nœud V' : 1 : 1 : 1 :). Ces deux piliers convergent l'un vers l'autre et se soudent à leur extrémité, formant ainsi une apophyse en forme de V, et terminée par quatre pointes telles qu'on en rencontre communément chez les Thyone. Les tubes ambulacraires présentent des arcs de soutien semblables à ceux de la *Thyone fusus*, et on trouve dans

les tentacules des corpuscules frisés (fig. 10). Couronne calcaire (fig. 4 et 7) formée de fleurons rectangulaires, taillés en pointe brève à leur extrémité supérieure. Les fleurons radiaux présentent inférieurement une fourche aussi longue à elle seule que le reste du fleuron. Dents anales (fig. 9). L'atrophie des trois fleurons ventraux est à peine sensible. Muscles rétracteurs grêles, s'attachant aux muscles longitudinaux à l'union de leur tiers supérieur avec leurs deux tiers inférieurs. Une vésicule de Poli à gauche du mésentère dorsal. Un canal du sable redressé verticalement. Estomac plus étroit que l'intestin qui le suit. Organes génitaux formés de cæcums blancs, cylindriques, non ramifiés, contenant dans leur parois des corpuscules calcaires bien développés à mailles (H : 1) et (H' : 1) très grandes comparativement aux mailles (V : 1) et (V' : 1).

Thyone Aurantiaca. Costa (pl. XXXII, fig. 1, 11, 12, 13 et 14). — J'ai eu l'occasion d'observer à Banyuls cette espèce vivante. Quand elle est dilatée, sa paroi est translucide, presque transparente, de couleur rouge en lumière réfléchie ; quand elle se contracte, cette couleur vire vers le jaune. Aux extrémités du corps, les tubes ambulacraires sont d'autant plus longs qu'ils sont plus rapprochés des extrémités des radius. Dix tentacules dont deux ventraux plus petits. L'extrémité postérieure du corps présente seule des corpuscules calcaires. Ce sont pour la plupart, comme Hubert Ludwig [1] l'a indiqué, des corpuscules réguliers présentant quatre mailles de premier ordre, grandes, et quatre mailles de second ordre, petites; des colonnes aux nœuds (V : 1 : 1 : 1) et (V' : 1 : 1 : 1), trapues et confluentes, et portant à leur extrémité les quatre pointes normales. On trouve, en outre, des lames formées seulement par le corpuscule fondamental (pl. XXXII, fig. 11, *f*) et d'autres plus compliquées (pl. XXXII, fig. 11, *b* et *g*). On trouve ces dernières en abondance d'autant plus grande qu'on se rapproche de l'anus, et l'apophyse qu'elles présentent se complique simultanément. Outre les

[1] Ludwig (H.), *Ueber einige seltenere Echinodermen des Mittelmeeres*, in *Mittheil.* Neapel, 1880.

nœuds (1 : 1 : 1), les nœuds (1 : 1 : 2) et (1 : 2 : 3) finissent par porter des colonnes et les tiges transversales qui réunissent les extrémités de celles-ci forment un corpuscule fondamental symétrique à celui de la lame basilaire sur laquelle il est soutenu par ces colonnes (pl. XXXII, fig. 11, *b*, *g*).

Les tubes ambulacraires sont tous pourvus de disque calcaire. Celui-ci présente, sur un cercle à peu près également distant du bord et du centre du disque, des mailles plus grandes que les autres ; les parois des tubes sont dépourvues d'arcs de soutien, excepté pour les dix tubes périanals qui terminent les radius (pl. XXXII, fig. 11, *c*, *d* et *e*).

L'anus présente cinq dents radiales épaisses, anfractueuses, hérissées d'épines sur toute leur surface. Ces dents sont séparées, dans chaque interradius par une série de plaques se recouvrant l'une l'autre. Couronne calcaire, normale, présentant une soudure des dents ventrales peu accusée. Une vésicule de Poli au niveau du radius ventral médian. Les rétracteurs s'insèrent au milieu des muscles longitudinaux pour les deux radius dorsaux ; pour les ventraux, ils s'unissent un peu au-dessus. A 5 millimètres environ au-dessous de l'insertion de chaque muscle rétracteur s'élève un petit cæcum au milieu du muscle longitudinal (pl. XXXII, fig. 14). Les organes arborescents présentent deux troncs fixés l'un dans l'interradius dorsal gauche, dans l'angle du muscle ventral, l'autre dans l'interradius dorsal droit, dans l'angle du muscle dorsal.

J'ai trouvé cette espèce deux années de suite dans les premiers jours du mois de mars.

Thyone fusus, O. F. Muller. — En examinant les Thyone vivantes, il est facile de se persuader que la dissémination uniforme des tubes ambulacraires sur toute la paroi du corps n'est en réalité qu'apparente. Si cette paroi est bien étendue, on remarque, en effet, que les tubes sont disposés, dans les radius, en deux rangées parallèles, comme chez les *Cucumaria*, et, dans les interambulacres, en deux bandes composées chacune de deux rangées parallèles. C'est

cette particularité qui a été indiquée par M. Barrois dans l'espèce qu'il a déterminée *Thyonidium pellucidum*, et à laquelle Lampert[1], dans son ouvrage sur les Holothuries, a donné le nom de *Semperia Barroisii*. J'ai, en effet, trouvé, dans la Méditerranée, un petit exemplaire de cette espèce, mesurant 10 millimètres, et répondant entièrement à la description donnée par M. Barrois. Les caractères extérieurs ne permettent pas de la distraire du genre Thyone, et je crois, comme Theel, que la *Semperia Barroisii*, Lamp. n'est autre chose qu'une jeune *Thyone fusus*, O. F. Mull.

Il n'est pas douteux que plusieurs des espèces décrites ci-dessus aient été fréquemment rencontrées par les naturalistes, étant donnée l'abondance de certaines d'entre elles ; mais on leur a attribué les noms des espèces connues les plus différentes, tant il est vrai que, dans le monde des Holothuries, une description est dans la plus grande majorité des cas entièrement insuffisante si les corpuscules calcaires ne sont pas en même temps représentés, et ce que disait Forbes (p. 213) est encore vrai de nos jours :

« In every difficult and partially investigated tribe or genus, there is some scapegoat species which serves as a general repository for all animals which cannot easily be referred to any other more definitely characteresed, no matter how nulike they may be to each other. By this means the local founist and florest ease their consciences wheu-puzzled ; and the compilers of systems of nature, when sepionyrus crowd too thiely upon them. Among the Holothuridæ the Holothuria pentactes has hitherto had the dubeous notoriety of being scapegoat general and refuge for the destitute. »

Si j'ai décrit comme nouvelles plusieurs des espèces que j'ai rencontrées, c'est qu'aucunes des descriptions données jusqu'ici ne s'y rapportaient exactement, et j'ai pensé qu'il était préférable de ne pas donner à ces espèces des noms qui pouvaient ne pas être les leurs.

[1] Lampert (K.), *Die seewalzen Holothuroidea*. Wiesbaden, 1885.

Le *Colochirus Lacazii*, par exemple, est trop répandu pour ne pas avoir été bien souvent rencontré, et c'est lui sans doute qui, pour nous servir de l'expression de Forbes, a été mis en fourrière par les auteurs sous le nom de *Cucumaria pentactes.*

Nous avons rencontré à Banyuls la *C. elongata*, Dub et Kor, et si nous prenons comme arbitres les ouvrages de savants qui ont voix au chapitre, ceux de Theel et de Lampert, nous voyons qu'ils considèrent comme synonymes la *C. pentactes*, la *Fleurilardé* Dicq., la *C. Dicquemarii* Cuv., la *C. fusiformis*, Forbes, et la *C. elongata*, Dub et Kor., et il est impossible de confondre le *Colochirus Lacazii* avec la *C. elongata.* Il reste à savoir si la synonymie donnée par les auteurs n'est pas en défaut. C'est aussi le *Colochirus Lacazii* qui a été représenté dans le règne animal sous le nom de *Holothuria doliolum*, espèce que V. Marenzeller estime devoir être la même que le *Colochirus tuberculosus*, Guoy et Gaymard.

La *Thyone subvillosa* n. sp., elle aussi, pourrait bien être une variété de *Thyone fusus*, O.F. Muller ; mais, parmi les nombreux exemplaires de cette nouvelle espèce que j'ai rencontrés à Roscoff, je n'en ai jamais trouvé atteignant la grandeur des *Thyone fusus* typiques qui existent à Banyuls ; en outre, le tégument est moins épais et plus clair, et je n'ai jamais vu, chez les *Thyone fusus* de Banyuls, la bouche et l'anus prendre une position dorsale quand l'animal se fixe sur sa face ventrale.

On ne connaissait jusqu'ici, au point de vue géologique, que des Holothuries appartenant à l'ordre des Apodes : la *Chirodota atava* (Waagen), trouvée dans le bajocène inférieur (zone à *Ammonites Sowerbyi* de Gingen); la *Chirodota vetusta*, dans l'oxfordien (zone à *Ammonites transversarius* d'Aubigné, dans la Sarthe, et de Crussol près Valence, dans l'Ardèche); d'autres Chirodata, indiquées par Terquem dans le lias, et des Chirodata et des Synaptes, trouvées dans le calcaire carbonifère par Étheridge. Un habile chercheur, M. Schlumberger, nous a fait connaître, dans ces derniers temps, qu'il existait dans le bassin de Paris, à l'époque tertiaire, des Holo-

thuries appartenant non seulement à l'ordre des Apoda, mais encore à celui des Pedata[1]. Il a en effet découvert, dans les sables coquilliers du calcaire grossier de Chaussy, en compagnie des *Crassatella plumbea* (Desh.), des corpuscules calcaires de Thyonidium, et probablement du *Thyonidium pellucidum* (Flemmeng), qui existe de nos jours aux îles Shetland, aux îles Loffoden, dans le golfe de Varenger et au Spitzberg. Les différentes formes trouvées paraissent devoir se rapporter toutes à cette espèce.

Les *Apoda* y sont aussi représentés par trois genres différents, tous trois apneumones : une Synapte, une Chirodata et un Myriotrochus.

La *Synapta eocæna* Schlumb., dont les corpuscules calcaires rappellent ceux de la *Synapta inhærens ;* et même, parmi les variétés qui se rencontrent dans les *Synapta inhærens* actuelles, il est des corpuscules qui diffèrent beaucoup plus du type normal que ceux de la *Synapta eocæna* Schlumb. Il est difficile de certifier, par la simple observation des ancres et de leurs plaques, qu'on est en présence de la *Synapta inhærens;* mais, ce qui paraît certain, c'est que les différentes plaques figurées appartiennent toutes à une seule et même espèce.

La *Chirodata undulata* Schlumb, est représentée par des roues de grandeur variable et présentant les unes sept, les autres neuf rayons. Nous savons, par des exemples, que la grandeur des roues et le nombre des rayons peuvent varier pour un même individu ; ainsi, chez la *Chirodota Lævis* Fabr., les roues ont six et quelquefois sept rayons ; chez la *Chirodota tigillum* Sélenka, elles en ont soit cinq, soit six, mais aucune des espèces actuelles ne possède de roues avec un aussi grand nombre de rayons que la *Chirodota undulata* Schlumb; il semblerait qu'on soit en présence d'une forme de passage aux Myriotrochus.

Le *Myriotrochus elegans* (Stueria) Schlumberger est représenté par

[1] SCHLUMBERGER, *Note sur les Holothuridées du calcaire grossier*, in *Bulletin de la Société géologique de France*, 3e série, t. XVI, p. 437, séance du 19 mars 1888.

des roues dont la forme rappelle celle du *Myriotrochus Rinckii* Steenstrup.

M. Schlumberger a trouvé, depuis, des corpuscules calcaires d'autres espèces et, entre autres, des boucles d'Holothuria.

Je dois à l'obligeance de M. Schlumberger d'avoir pu observer ces divers corpuscules. Ils sont d'une conservation merveilleuse, étant donnée la friabilité du calcaire qui les forme.

Ces découvertes sont d'autant plus intéressantes qu'elles nous donnent une preuve nouvelle de l'exactitude des opinions professées par l'illustre géologue de la Sorbonne, M. Hébert, en ce qui concerne la configuration du continent à l'époque du calcaire grossier. Les Myriotrochus et le *Thyonidium pellucidum* n'existent, en effet, de nos jours, que dans l'océan Glacial arctique, et, ainsi que l'a montré l'illustre doyen de la Faculté des sciences, le bassin de Paris était, à l'époque du calcaire grossier, un golfe dépendant de la mer du Nord.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

M. Yves Delage, l'éminent professeur de la Sorbonne, dans les leçons qu'il professe à la Faculté des sciences de Paris, a traité la morphologie comparée des Échinodermes avec un si remarquable talent, et résumé d'une façon si précise, grâce à l'habileté synthétique dont il est doué, les différentes opinions actuellement en présence, que la route qu'il nous aurait fallu suivre pour indiquer les rapports qui existent entre les Holothuries et les autres Échinodermes est maintenant toute tracée ; il nous suffira, dans les conclusions du travail qui précède, de relever les homologies qu'elles présentent avec une quelconque des classes de cet embranchement ; avec celle des Oursins, par exemple.

L'Holothurie est un Échinoderme dont le plan de symétrie ne correspond pas à celui des Spatangues ; le radius ventral gauche de ceux-ci est l'homologue du radius ventral médian de l'Holothurie. L'interradius, correspondant au madréporite des Oursins,

est ainsi ramené, chez l'Holothurie, sur la ligne médiane dorsale.

Le tégument présente trois zones : la zone interne est musculaire ; la zone intermédiaire est formée de deux couches : l'interne nerveuse et l'externe conjonctive, et appartient au système amœbophore ; la zone externe est conjonctive, très puissante, et contient les corpuscules calcaires ; elle joue le rôle d'organe de protection comme le test des Oursins. Chez certaines espèces, on trouve un appareil périanal dont les plaques composantes radiales sont les homologues des plaques ocellaires des Oursins. Les fleurons de la couronne calcaire dépendent uniquement de la zone interne de la paroi et correspondent par leur sommet bifurqué aux auricules du test des Oursins.

Les corpuscules calcaires sont toujours formés d'un réseau hexagonal ; ceux du jeune sont le plus souvent différents et plus compliqués que ceux de l'adulte.

Le tube digestif court de l'extrémité supérieure à l'extrémité inférieure du corps. Il présente, vers le tiers supérieur de la longueur du corps, une anse située toujours à gauche du plan de symétrie bilatéral, et d'autant plus profonde que l'intestin est plus allongé relativement à la longueur du corps (nulle chez les Synaptes, très profonde chez les Holothuria). Il présente un pharynx, un estomac broyeur, un intestin proprement dit et un cloaque.

Le mésentère présente quatre divisions à considérer : 1° un mésentère dorsal subdivisé lui-même en deux parties, dont la supérieure, appelée mésoaire, dépend du pharynx et de l'œsophage, et représente le mésentère œsophagien des Oursins et la paroi du sac hydrophorique des Astéries ; 2° un mésentère latéral ; 3° un mésentère ventral ; 4° un mésentère intermédiaire ou interne, dont le développement est en rapport avec la profondeur de l'anse intestinale.

La cavité générale est divisée par ces mésentères en trois tranches se distribuant les organes qu'elle contient : son endothélium présente des stomates.

Le bulbe aquopharyngien, situé à l'extrémité supérieure du tube digestif, comprend, chez les Pédata, une partie axiale : le pharynx, et une partie périphérique formée par l'enchevêtrement de la couronne calcaire et des parties centrales de l'appareil aquifère.

Ces deux parties sont séparées par le sinus péripharyngien, dépendance de la cavité générale avec laquelle il communique spécialement par cinq œils-de-bœuf. Ce sinus péripharyngien ne correspond pas à l'espace péripharyngien du Dorocidaris, mais aux lacunes creusées dans ses arêtes pharyngiennes.

Les pièces et la cavité de la lanterne des Oursins ne sont pas représentées chez les Holothuries et par suite de leur absence, le vaisseau aquifère radial et la lacune radiale amœbophore sont accolés sur tout leur parcours dans chaque radius.

L'extrémité supérieure du sinus péripharyngien forme le sinus péribuccal, dont résulte le bourrelet péribuccal. De même, le bourrelet périanal résulte d'un sinus périanal dépendant de la cavité générale.

Le système aquifère des Pedata est semblable à celui des Oursins ; il se compose d'un anneau situé à la base du pharynx, auquel sont appendus le ou les canaux du sable et les vésicules de Poli, et duquel partent cinq vaisseaux radiaux. Chaque vaisseau radial présente trois portions : une portion dilatée, une portion coronale et une portion ambulacraire.

Les deux dernières portions présentent, latéralement, des orifices plus ou moins nombreux, établissant une communication entre le vaisseau et les tubes ambulacraires ; tous ces orifices sont pourvus d'une valvule. Les tentacules sont les tubes ambulacraires dépendant de la portion coronale, adaptés à des fonctions spéciales ; ils présentent comme les tubes ambulacraires ordinaires, une partie interne saillante dans la cavité générale (culs-de-sac tentaculaires) dissimulée parfois dans le bulbe aquopharyngien, mais existant toujours, chez les Pedata.

Les vésicules de Poli jouent, par rapport aux vaisseaux radiaux,

le rôle de réservoir, au même titre que la partie interne des tubes ambulacraires par rapport à leur partie externe.

Le canal du sable communique avec la cavité générale chez les Pedata.

L'appareil aquifère dépend de la cavité générale et est, avant tout, un appareil locomoteur; il est entièrement distinct du système amœbophore.

L'endothélium de l'appareil aquifère ainsi que celui de la cavité générale n'adhèrent à la couche sous-jacente que par des prolongements filiformes et forment ainsi une lacune sous-épithéliale.

Le système nerveux présente, comme chez les Oursins, un anneau péribuccal duquel partent des branches pharyngiennes, une branche pour chaque tentacule et cinq rubans ambulacraires.

Il comprend, en outre, cinq rubans ambulacraires internes, spéciaux aux Holothuries, accolés sur la face interne des cinq rubans précédents (rubans externes), mais dont l'extrémité supérieure, n'atteignant pas l'anneau péribuccal, se bifurque et s'infléchit de dehors en dedans vers le bulbe aquopharyngien.

Les rubans externes et les internes envoient simultanément une branche dans chaque tube ambulacraire et des filets nerveux interradiaux. Ces deux rubans, accolés l'un à l'autre, forment le tronc nerveux radial, mais le ruban externe seul doit être considéré comme homologue du tronc radial des Oursins. Sur la face externe et sur la face interne du tronc radial, il existe un espace libre.

Le plexus nerveux superficiel des Oursins est représenté par un plexus nerveux profond (couche nerveuse de la paroi). Ainsi, tandis que chez les autres Échinodermes, le plexus nerveux est recouvert seulement par l'épithélium externe, chez les Holothuries, il est recouvert par une couche conjonctive très développée (zone externe).

L'appareil amœbophore est semblable à celui des Oursins ; il est formé par un système de lacunes libres et par un système de lacunes conjonctives.

Le premier système se compose d'un anneau péripharyngien

accolé à la base de l'anneau aquifère, d'une lacune marginale interne, d'une lacune marginale externe à laquelle aboutit une lacune génitale et de cinq lacunes radiales accolées aux vaisseaux aquifères.

Le second système est situé dans la zone moyenne de la paroi du corps, du tube digestif et des organes génitaux, dans l'axe des tractus péripharyngiens et péricloacals et dans l'épaisseur des mésentères; il semble présenter dans le mésoaire, à la base du canal du sable, une glande ovoïde rudimentaire.

Les organes arborescents sont, avant tout, des appareils hydrostatiques destinés à remédier médiatement à l'absence de rigidité de la paroi et ne sont pas représentés chez les autres Échinodermes. Ils cumulent avec cette fonction celles de respiration et d'excrétion et servent probablement aussi à l'amœbocystogenèse. Ils ne présentent pas d'orifices de communication avec la cavité générale.

Les organes de Cuvier sont des organes glandulaires et non des organes de défense.

Le bourgeon génital naît dans le mésentère dorsal comme chez les autres Échinodermes, mais ne poursuit pas sa marche jusqu'à la paroi du corps; aussi les cæcums génitaux qui en naissent forment-ils deux houppes symétriques appendues de chaque côté du mésentère dorsal. Le conduit génital court dans le mésoaire et débouche sur la ligne médiane dorsale dans la région supérieure du corps.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE XXV.

Fig. 1. *Cucumaria Planci,* ouverte suivant l'interradius dorsal droit. *a*, anus; *d*, ramifications de l'organe arborescent; *e*, estomac; *g*, organes génitaux; *i*, intestin; *l*, lacune amœbophore marginale externe; *l'*, lacune marginale interne; *lg*, lacune amœbophore génitale; *lp'*, réseau amœbophore du mésentère intermédiaire; *lt*, lacune amœbophore transverse; *m*, muscles rétracteurs; *p*, mésentère dorsal; *q*, anneau aquifère; *q'*, portion dilatée d'un vaisseau aquifère radial; *s*, canal du sable; *t*, culs-de-sac tentaculaires; *x*, aire tentaculaire invaginée; *z*, zone externe de la paroi; *z''*, zone interne; ω, œil-de-bœuf mettant en communication la cavité générale et le sinus péripharyngien.

2. Morceau du mésentère dorsal de *Colochirus Lacazii*, montrant un amœbocyste dans son épaisseur et l'endothélium de revêtement.

3. *a*, *b*, et fig. 4, *a*, *b*, cellules glandulaires de la paroi du *Colochirus Lacazii.*

5. Réseau laissé par le corpuscule calcaire de la *Cucumaria Planci,* après la disparition du calcaire.

6, *a*, *b*, *c*, *d* et *e*. Amœbocystes anuriformes à des stades successifs de développement chez la *Semperia Drummondii.*

7, *a*, *b*, et fig. 8. Cellules de l'endothélium péritonéal tombées dans le liquide de la cavité générale chez la *Cucumaria Planci.*

PLANCHE XXVI.

Fig. 1-7. Coupe transversale du bulbe aquopharyngien de la *Cucumaria Planci;* *f*, fleuron radial; *f'* fleuron interradial; *h*, lumière du pharynx; *j*, tissu conjonctif; *k*, sinus péripharyngien; *n*, collier nerveux; *n'*, ruban nerveux ambulacraire externe; *n''*, branche nerveuse tentaculaire; *q*, anneau aquifère; *q'*, vaisseau aquifère radial; *t*, lumière d'un tentacule; λ, lacune amœbophore radiale; λ', lacune amœbophore tentaculaire; ω, œils-de-bœuf faisant communiquer le sinus péripharyngien avec la cavité générale.

1. Coupe passant par l'anneau aquifère.

2. Coupe au niveau de la première portion du vaisseau aquifère radial.

3. Coupe menée par la base de la couronne calcaire.

4. Coupe passant par les canaux de communication des tentacules avec les vaisseaux aquifères radiaux.

5. Coupe menée au sommet de la couronne calcaire.

6. Coupe passant par l'anneau nerveux.

7. Coupe menée au-dessus de l'anneau nerveux.

8. Bulbe aquopharyngien d'une *Cucumaria Planci,* auquel une tranche a été enlevée. *b*, bourrelet péribuccal; *e*, estomac; *f*, fleuron radial; *f'*, fleuron interradial; *h*, pharynx; *k*, sinus péripharyngien; *k'*, sinus péribuccal; *lh*, anneau amœbophore périœsophagien; *n*, collier nerveux; *n'*, tronc

nerveux radial ; *n''*, branche nerveuse tentaculaire ; *q*, anneau aquifère ; *q'*, vaisseau aquifère radial ; *q''*, portion coronale du vaisseau aquifère radial ; *t*, tentacule ; *x*, aire tentaculaire ; *z*, zone externe, et *z''*, zone interne de la paroi ; λ, lacune amœbophore radiale ; λ', lacune amœbophore tentaculaire ; θ, dépression du sinus péribuccal correspondant à l'extrémité du canal subnervien ; ω, œils-de-bœuf faisant communiquer la cavité générale avec le sinus péripharyngien.

9, *a*, *b*, *c* et *d*. Amœbocystes de l'intérieur de la vésicule de Poli présentant des granulations pigmentaires jaunes.

Fig. 10, *a* et *b*. Cellules de l'épithélium interne de la vésicule de Poli après leur chute dans la cavité de cette vésicule.

11. Épithélium interne de la vésicule de Poli présentant un orifice résultant de la chute d'une des cellules de l'épithélium.

12, *a*, *b* et *c*. Deux amœbocystes à longs pseudopodes en train de se fusionner pour former le coagulum. L'un d'eux entraîne avec lui une cellule flétrie.

13. Aspect de la cellule représentée, dans la figure 9, *d*, après traitement par carmin acétique.

14. Portion des deux tentacules d'un même radius au niveau de leur communication avec le vaisseau aquifère radial. *f*, fleuron radial ; *f'*, fleuron interradiaire ; *o*, orifice de communication du vaisseau aquifère radial avec le canal tentaculaire ; *q'*, vaisseau aquifère radial ; λ, lacune amœbophore radiale ; λ', lacune amœbophore tentaculaire.

PLANCHE XXVII.

Fig. 1. Coupe transversale de la paroi du pharynx. *e*, endothélium péritonéal ; *é*, épithélium de la lumière du pharynx recouvert de sa cuticule ; *gl*, glandes ; *m*, faisceaux musculaires longitudinaux ; *m'*, fibres musculaires transversales ; *n*, branches nerveuses ; *u*, amœbocystes.

2. Coupe transversale au niveau de la portion dilatée du vaisseau aquifère radial ; *e*, endothélium péritonéal ; *é*, épithélium de la lumière du pharynx ; *k*, sinus péripharyngien ; *m*, muscles longitudinaux du vaisseau aquifère ; *m'*, muscles circulaires ; *q'*, lumière du vaisseau aquifère ; *u*, amœbocystes ; λ, lacune radiale amœbophore.

3. Coupe transversale au niveau du canal de communication entre le vaisseau aquifère et les tentacules ; *e*, endothélium péritonéal ; *é*, épithélium de la lumière du pharynx ; *f*, fleuron radial ; *f'*, fleuron interradial ; *k*, sinus péripharyngien ; *o*, orifice de communication entre le vaisseau aquifère radial portion coronale *q'* et le tentacule *t* ; λ, lacune radiale amœbophore ; λ', branche tentaculaire de la lacune radiale amœbophore.

4. Coupe transversale vers le sommet de la couronne calcaire. *e*, endothélium péritonéal ; *é*, épithélium de la lumière du pharynx ; *f*, fleuron radial ; *k*, sinus péripharyngien ; *m*, fibres musculaires longitudinales du tentacule ; *q'*, deuxième portion ou portion coronale du vaisseau aquifère radial ; *t*, tentacule ; *u*, amœbocystes ; λ, lacune radiale amœbophore ; λ', lacune amœbophore du tentacule.

FIG. 5. Coupe transversale passant par le sommet d'un fleuron radial. *e*, endothélium péritonéal ; *m*, fibres musculaires longitudinales d'un tentacule ; *m'*, fibres musculaires transversales du bulbe aquopharyngien ; *q'*, vaisseau aquifère radial (portion coronale) ; α, branches nerveuses terminales du ruban interne du tronc radial ; λ, lacune radiale amœbophore.

6. Coupe passant entre la couronne calcaire et le collier nerveux ; *j*, tissu conjonctif ; *m*, fibres musculaires longitudinales d'un tentacule ; *m'*, fibres musculaires transversales du bulbe aquopharyngien ; *q'*, vaisseau aquifère ; α, branches terminales du ruban interne du tronc nerveux radial ; α', canal subnervien ; λ, lacune radiale amœbophore.

7. Coupe menée au niveau du collier nerveux. *j*, tissu conjonctif ; *m*, muscles longitudinaux du radius ; *q'*, vaisseau aquifère radial ; *y*, lamelle interloculaire du tronc nerveux radial ; α, branche de la fourche terminale du ruban nerveux interne ; α', canal subnervien ; β, ruban nerveux externe ; β', espace extranervien ; λ, lacune radiale amœbophore.

8. Coupe passant au-dessus du collier nerveux. Mêmes lettres que dans la figure 7.

PLANCHE XXVIII.

FIG. 1. Coupe transversale d'un radius chez le *Colochirus Lacazii*. *c*, groupement des cellules épithéliales ; *j*, tissu conjonctif ; *m*, muscle longitudinal radial ; *m'*, muscle circulaire ; *o*, orifice de communication entre le vaisseau aquifère du radius *q'* et celui du tentacule *q''* ; α, ruban nerveux interne ; α', canal subnervien ; β, ruban nerveux externe ; β', espace extranervien ; λ, lacune radiale amœbophore ; λ, lacune amœbophore du tube ambulacraire.

2. Bulbe aquopharyngien de *Cucumaria Planci*. *e*, estomac ; *f*, fleuron radial ; *f'*, fleuron interradial ; *g'*, conduit génital ; *i*, intestin ; *l*, lacune marginale externe ; *lg*, lacune génitale amœbophore ; *m*, muscle rétracteur ; *p*, mésoaire ; *q*, anneau aquifère ; *q'*, portion dilatée du vaisseau aquifère radial ; *r*, muscles longitudinaux ; *s*, canal du sable ; *t*, tentacules ; *t'*, culs-de-sac tentaculaires ; *v*, vésicule de Poli ; *z*, zone externe de la paroi ; *z''*, zone interne de la paroi ; ω, œils-de-bœuf faisant communiquer le sinus péripharyngien avec la cavité générale.

3. Coupe transversale de la cloison qui sépare le vaisseau aquifère radial du canal subnervien chez le *Colochirus Lacazii* ; *m*, fibres musculaires longitudinales situées sous l'épithélium qui tapisse la lumière du vaisseau aquifère ; λ, lacune radiale amœbophore.

4. Coupe transversale de la branche nerveuse d'un tube ambulacraire chez le *Colochirus Lacazii*. *j*, tissu conjonctif ; *m*, muscles longitudinaux du tube ambulacraire ; *n'*, branche nerveuse ; *u*, amœbocystes.

5. Injection d'une cavité périnervienne chez la *Cucumaria Planci*, montrant les diverticulums transversaux (*c*) qu'elle envoie dans la paroi du corps ; *m*, muscle longitudinal radial.

Fig. 6. Corpuscule tactile du pourtour de la ventouse des tubes ambulacraires du *Colochirus Lacazii.*

7. Cellules nerveuses épithéliales du *Colochirus Lacazii.*

PLANCHE XXIX.

Fig. 1. Coupe transversale du tube ambulacraire d'un *Colochirus Lacazii,* menée sous le disque calcaire, pour montrer la disposition de la lumière du tube et celle des fibres musculaires à ce niveau. *q″*, lumières du vaisseau aquifère ; *m*, fibres musculaires longitudinales; *j*, zone conjonctive, recouverte par l'épithélium externe.

2. Coupe du bulbe aquopharyngien au-dessus d'une dent interradiale. *m*, fibres musculaires longitudinales des tentacules ; *j*, tissu conjonctif; *u*, amœbocystes; *c*, amas de granulations pigmentaires résultant des amœbocystes morts.

3. Musculature transversale (*m′*) du tube digestif (troisième portion), vue du côté axial, montrant les boutonnières (*o*) qui font communiquer la lacune marginale avec la couche conjonctive interne de l'intestin chez l'*Holothuria catanensis*. *u*, amœbocystes.

4. Épithélium péritonéal de l'intestin, montrant les orifices résultant de la chute des cellules dans la cavité générale et laissant voir les bandes musculaires longitudinales et les fibres musculaires transversales sous-jacentes chez l'*Holothuria catanensis.*

5. Surface péritonéale de la vésicule de Poli chez le *Colochirus Lacazii.* La lacune sous-épithéliale étant gonflée laisse voir la membrane épithéliale boursouflée et, à la face interne de celle-ci, les prolongements fibrillaires des cellules qui se rattachent au tissu conjonctif sous-jacent.

6. Couche conjonctive sous-jacente à l'épithélium digestif, montrant les cellules conjonctives bipolaires et les amœbocystes (*u*).

7. Couche conjonctive, située entre la précédente et la couche des muscles circulaires. *u*, amœbocystes.

8. Coupe schématique transversale d'un radius passant par l'axe d'un tube ambulacraire. *z*, zone externe, et *z″*, zone interne de la paroi ; *q′*, vaisseau aquifère radial ; *q″*, vaisseau aquifère du tube ambulacraire.

9. Coupe transversale de la paroi du cloaque, passant dans l'axe d'un tractus péricloacal. *m*, muscles longitudinaux, et *m′*, muscles circulaires du cloaque; *m″*, muscles longitudinaux du tractus; *u*, amœbocystes.

10. Coupe transversale d'un tractus péricloacal. On voit, en allant de la périphérie vers le centre, l'épithélium péritonéal, la couche musculaire longitudinale et, au centre, la couche conjonctive remplie d'amœbocystes (*u*).

11. Coupe du mésoaire dans l'angle formé par le canal du sable et la lacune marginale externe d'une jeune *Cucumaria Planci,* montrant un organe qui rappelle, par sa structure et sa position, la glande ovoïde des Oursins.

Fig. 12. Cellule formant le renflement annulaire des tubes ambulacraires dorsaux du *Colochirus Lacazii*, traitée par le carmin acétique.

13. Coupe transversale de l'extrémité caudale d'une Thyone, pour montrer la disposition des tractus péricloacals. *i*, cloaque ; *m*, un des cinq muscles radiaux.

14. Élément nerveux de la zone moyenne de la paroi du corps chez la *Cucumaria Planci*.

15. Amœbocyste de cette même zone, dessiné au même grossissement.

PLANCHE XXX.

Fig. 1. Organes de Cuvier chez l'*Holothuria catanensis*. *i*, troisième branche de l'intestin; *i'*, cloaque; *d*, branche droite; *d'*, branche gauche, et *d''*, une des branches accessoires de l'organe arborescent; *c*, tractus rattachant l'organe arborescent et le cloaque à la paroi du corps; *p*, mésentère ventral ; *p'*, repli falciforme dépendant du mésentère interne et s'étendant de la lacune marginale interne au tronc gauche (*d'*) de l'organe arborescent ; *o*, tubes de Cuvier insérés sur une dilatation du tronc *d'* de l'organe arborescent, et qui ont été coupés à une petite distance de leur origine.

2-3. Boursouflures de l'épithélium péritonéal de l'organe arborescent chez la *Cucumaria Planci*. Dans la figure 2, on voit un amœbocyste contenu dans la lacune sous-épithéliale.

4. Épithélium péritonéal d'un cæcum de l'organe de Cuvier, laissant voir par transparence les fibres musculaires longitudinales *m* et spirales *m'* chez l'*Holothuria catanensis*.

5 *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*. Formes successives d'un amœbocyste abandonnant une de ses sphérules dans la paroi de l'organe arborescent chez la *Cucumaria Planci*.

6. Villosités de la surface péritonéale de l'organe arborescent, résultant de l'affaissement de l'épithélium dans la lacune sous-épithéliale chez la *Cucumaria Planci*.

7. Fibres conjonctives étoilées dans la paroi des cæcums génitaux d'une Thyone.

8. Autre aspect de la figure 2.

9. Aspect des îlots de cellules glandulaires de la paroi du *Colochirus Lacazii*.

10. Cellules contenant des amœbocystes dans la cavité générale de la *Semperia Drummondii*.

11. Culs-de-sac génitaux d'*Holothuria catanensis*.

12. Œuf d'*Holothuria catanensis*.

13. Aspect des cellules froissées contenues dans la vésicule de Poli du *Colochirus Lacazii*, après l'action du carmin acétique.

14. Région génitale d'un jeune *Colochirus Lacazii*. *e*, estomac ; *g*, cul-de-sac génital ; *g'*, conduit génital incomplètement formé ; *i*, intestin ; *l*, lacune marginale externe ; *l'*, lacune marginale interne ; *lg*, lacune génitale amœbophore ; *p*, mésoaire ; *p'*, mésentère dorsal proprement dit.

PLANCHE XXXI.

CORPUSCULES CALCAIRES.

A. Colochirus Lacazii, n. sp.

Fig. 1. Dents de l'anneau calcaire.
2-3. Positions des tubes ambulacraires du trivium et du bivium.
4-5. Corpuscules calcaires profonds.
6-7. Corpuscules calcaires des tubes ambulacraires.
8. Corpuscules calcaires superficiels chez le jeune.
9. Corpuscules calcaires des tubes ambulacraires.
10. Tubes ambulacraires. *a*, dorsal; *b*, ventral.
11. Corpuscules crépus de l'aire tentaculaire.
12-13. Corpuscules calcaires profonds.
14. Disque calcaire de la ventouse d'un tube ambulacraire.
15. Corpuscules calcaires profonds.
16. Couronne calcaire d'un jeune exemplaire.
17. Corpuscules calcaires profonds.
18. Corpuscules calcaires superficiels chez le jeune.

B. Cucumaria brunnea Forbes.

Fig. 1-2. Corpuscules calcaires profonds.
3. Corpuscules calcaires superficiels.
4. Corpuscules calcaires des tubes ambulacraires.
5. Corpuscules calcaires profonds.
6. Corpuscules calcaires des tubes ambulacraires.

C. Holothuria catanensis Grube.

Fig. 1-2. Corpuscules calcaires de la base des tubes ambulacraires.

D. Semperia Drummondii Thompson.

Fig. 1-5-8-9. Différentes formes de la couronne calcaire.
2-4-6. Corpuscules calcaires superficiels.
3-7. Corpuscules calcaires profonds.
10. Face interne de la zone externe de la paroi, montrant la situation des tubes ambulacraires et interambulacraires.

E. Cucumaria lactœa Forbes.

Fig. 1 à 5. Corpuscules calcaires profonds.
6. Dents de la couronne calcaire.
7. Corpuscules calcaires profonds représentant une forme de passage entre les corpuscules profonds et superficiels.
8. Corpuscule calcaire superficiel.

PLANCHE XXXII.

FIG. 1. *Thyone aurantiaca*. Cost.

2. Naissance d'un tube ambulacraire (*c*) d'une *Thyone subvillosa*, avec les corpuscules calcaires voisins en place.

3. Extrémité d'une branche de la fourche inférieure d'un fleuron radial de *Thyone subvillosa* jeune, avec les noyaux des cellules calcigènes dans les mailles du réseau.

4. Couronne calcaire de *Thyone subvillosa*.

5. Corpuscule calcaire de la paroi d'une *Thyone subvillosa*, présentant des mailles de 1er, 2e, 3e, 4e et 5e ordre spécial au jeune.

6. Disque de la ventouse d'un tube ambulacraire de *Thyone roscovita*.

7. Fleurons de la couronne calcaire d'une jeune *Thyone subvillosa*.

8. Couronne calcaire de *Thyone fusus*.

9. Dent calcaire anale de *Thyone subvillosa*.

10. Corpuscule calcaire de *Thyone subvillosa*, situé à la base des tentacules.

11. Corpuscules calcaires de *Thyone aurantiaca*. *a*, au pourtour de l'anus; *b* et *g*, au voisinage des dents anales; *c*, *d* et *e*, au voisinage de la paroi des tubes ambulacraires périanals.

12. Disque calcaire d'un tube ambulacraire d'une *Thyone aurantiaca*.

13. Couronne calcaire de *Thyone aurantiaca*, présentant une soudure du fleuron radial médian avec le radial latéral droit.

14. Muscle longitudinal de *Thyone aurantiaca*, avec le cæcum médian situé au-dessous du muscle rétracteur.

15 *a*, *b* et *c*. Corpuscules calcaires du pourtour de l'anus chez la *Thyone roscovita*.

16. Couronne calcaire de *Thyone roscovita*.

RECHERCHES

SUR LES

TERMINAISONS DES NERFS DANS LES DISQUES TERMINAUX

CHEZ LA GRENOUILLE

(RANA ESCULENTA, RANA TEMPORARIA)

PAR

J. FAJERSZTAJN[1].

Travail exécuté au Laboratoire histologique de l'Université de Varsovie.

A. Waller[2] fut le premier qui décrivit d'une manière plus détaillée la structure des papilles fongiformes de la langue de la grenouille. Elles sont, d'après lui, couvertes d'une couche d'épithélium à cellules vibratiles. Les nerfs à myéline arrivent presque jusque sous l'épithélium, où ils se terminent parmi les circonvolutions des capillaires.

Leydig[3] donne, dans son *Manuel d'histologie*, les détails suivants sur la structure des papilles fongiformes : la surface supérieure de chaque papille présente une sinuosité, tapissée d'un épithélium ordinaire à cellules cylindriques, tandis que les parties latérales ont un épithélium à cellules vibratiles. Les cellules dépourvues de cils sont à granulation très fine et d'une teinte jaunâtre ; les autres, au contraire, ont une belle transparence.

[1] Prononcez : *Feuerstein.*

[2] A. Waller, *Minute structure of the Papillae and Nerves of the Tongue of the Frog and Toad* (*Philosophical Transactions.* London, 1849).

[3] Fr. Leydig, *Lehrbuch der Histologie.* Frankfurt-a-M., 1857.

Billroth[1] constate aussi le fait de la différence de la structure des deux surfaces, supérieure et latérale, des papilles. Il prend en considération les études classiques de M. Schultze sur la membrane muqueuse de l'organe olfactif et tâche de mieux se rendre compte de la morphologie des cellules épithéliales, afin de déterminer d'une manière plus précise leur relation avec les fibres nerveuses. Sur le sommet des papilles fongiformes, que Billroth nomme papilles nerveuses (*Nervenpapillen*), les cellules sont allongées ; le noyau volumineux remplit presque tout le corps de la cellule. Les parties des cellules, tournées vers la périphérie de la papille, offrent une grande variété ; elles sont ramifiées, en bâtonnets, infundibuliformes (*trichterförmige membranöse Aufsätze*). Billroth attribue la grande variété des images qu'il a obtenues à l'action des réactifs chimiques (l'acide chromique). Les prolongements centripètes des cellules se ramifient et s'anastomosent les uns avec les autres, formant de cette manière un tissu de structure réticulée. Billroth croit pouvoir admettre que, selon toute vraisemblance, les prolongements centripètes se lient directement avec les ramifications terminales des fibres nerveuses correspondantes.

Les travaux de Fixsen[2] avaient pour but la vérification des résultats obtenus par Billroth. Fixsen ne réussit pas à constater les cellules multiformes épithéliales décrites par son prédécesseur. D'après cet auteur, l'épithélium de la surface supérieure ne différerait nullement de l'épithélium qui recouvre les autres papilles de la langue (*papillæ filiformes*). Quant à la teinte jaunâtre des cellules, constatée par Leydig, elle n'est due, selon lui, qu'au reluisement des vaisseaux qui se trouvent au-dessous des cellules. Les nerfs à myéline (6-10) se terminent d'une manière close dans la couche du tissu connectif de la papille. Les terminaisons des fibres nerveuses pré-

[1] Th. Billroth, *Ueber die Epithelialzellen und die Endigungen der Muskel. und Nervenfasern in der Zunge* (*Göschen's Deutsche Klinik*, 1857, n° 21). — *Ueber die Epithelialzellen der Froschzunge*, etc. (*Müller's Archiv*, 1858).

[2] C. Fixsen, *De linguæ raninæ textura* (*Diss. inaug. Dorpati*, 1857).

sentent quelquefois un renflement en forme de massue; ailleurs, elles sont coupées simplement ou bien ont une pointe aiguë. Fixsen réfute énergiquement les suppositions de Billroth, concernant les terminaisons nerveuses; les fibres nerveuses ne se continuent pas avec les prolongements des cellules de l'épithélium.

Le professeur Hoyer[1] arrive aussi à la conclusion que les nerfs se terminent d'une manière close dans la couche sous-épithéliale du tissu conjonctif; il est d'accord, avec Leydig, Billroth et Fixsen, que la surface plate des papilles « larges » (fongiformes) est dépourvue de cellules vibratiles, qui n'apparaissent qu'à sa périphérie. Les cils des cellules, qui entourent d'une étroite enceinte la surface supérieure des papilles, sont les plus longs et possèdent le mouvement le plus distinct. Les cellules qui tapissent la surface plate s'attachent à la base par un prolongement à pointe aiguë; elles sont minces et allongées.

Les résultats correspondants, obtenus par Fixsen et Hoyer, contredisent complètement les assertions de Billroth. Ces assertions ont trouvé un défenseur dans Axel Key[2]. L'adepte fervent et l'élève de Max Schultze, Axel Key, a tâché de démontrer dans son travail que les terminaisons nerveuses dans la membrane olfactive ainsi que dans les papilles fongiformes de la langue de la grenouille, offrent le même type de structure. Key décrit deux sortes de cellules de l'épithélium des papilles fongiformes : « Dans cet épithélium, ainsi que dans la *regio olfactoria*, nous trouvons deux sortes d'éléments cellulaires : les cellules épithéliales modifiées, qui ne se lient point avec les fibres nerveuses, et puis, dispersés parmi ces cellules, des éléments cellulaires spéciaux, les appareils terminaux des nerfs (.....*die nervöse Endbildungen sind*). » Les cellules modifiées de Key sont de forme cylindrique, étalées dans un ordre symétrique, donnant vers la

[1] Dr Hoyer, *Mikroskopische Untersuchungen ueber die Zunge des Frosches* (*Reichert's u. du Bois-Reymond's Archiv*, 1859).

[2] Axel Key, *Ueber die Endigungsweise der Geschmacksnerven in der Zunge des Frosches* (*Reichert's u. du Bois-Reymond's Archiv*, 1861).

base des prolongements, qui s'anastomosent les uns avec les autres, ce qui forme une sorte de réseau, entre les travées duquel apparaissent parfois des noyaux. Le corps des cellules est jaunâtre, finement granuleux. Parmi ces cellules, on en trouve d'autres, les cellules gustatives (*Geschmackszellen*), que Key place près des cellules olfactives (*Riechzellen*) et auditives (*Hörzellen*). Leur corps est de forme elliptique, pourvu de deux prolongements, périphérique et central. Le noyau remplit presque tout le corps de la cellule. Le prolongement périphérique, très brillant, atteint la surface de la papille. Le prolongement central présente l'aspect d'une fibre à varicosité. Entre l'épithélium et le tissu conjonctif se trouve une couche homogène de tissu transparent, que Key désigne sous le nom de « Nervenschale ». D'après Key, la « Nervenschale » est, au point de vue histogénétique, la gaine de Schwann épaissie (le Neurilema forme la substance fondamentale de la « Nervenschale »). Les fibres nerveuses, ayant subi la perte de la myéline et de la gaine de Schwann, pénètrent comme simples cylindres-axes dans la couche du tissu homogène. L'ayant traversée, ils entrent immédiatement dans les prolongements des cellules gustatives. Key affirme avoir plusieurs fois observé la réunion des fibres nerveuses avec le prolongement central de la cellule épithéliale.

Hartmann[1] arrive à des résultats tout à fait différents. Selon lui, les cellules gustatives devraient être classées dans la catégorie des produits artificiels : ce sont les cellules cylindriques du sommet de la papille modifiées sous l'influence des réactifs chimiques (acide chromique). Relativement aux terminaisons nerveuses, il s'éloigne complètement de son prédécesseur. Pour lui, les nerfs ne traversent point la couche du tissu homogène (*Grenzschichte*) et ne perdent point leur myéline, mais se terminent dans la couche sous-jacente. Hartmann affirme, quoique avec grande réserve, que les fibres nerveuses forment des anses sous la couche «limitante même» (*Grenzschichte*).

[1] R. Hartmann, *Ueber die Endigungsweise der Nerven in den Papillae fungiformes der Froschzunge* (*Reichert's u. du Bois-Reymond's Archiv*, 1863).

Les études d'Engelmann[1] ont contribué considérablement à rectifier les observations erronées de ses prédécesseurs et à élucider la question de la structure des papilles fongiformes. Engelmann distingue trois sortes de cellules, qui coiffent le sommet de chaque papille : les cellules à pocal (*Kelchzellen*), cellules à bâtonnet (*Cylinderzellen*) et cellules à fourche (*Gabelzellen*). Les cellules cylindriques d'Engelmann répondent complètement aux « cellules épithéliales modifiées » de Key. Elles sont entourées d'une forte membrane, pourvue d'une ouverture au sommet de la cellule. La membrane forme une sorte de pocal ; dans son intérieur se trouve le plasma transparent, granuleux. Vers la base, le corps s'allonge et donne un prolongement. Les noyaux des cellules à pocal sont tous situés au même niveau. Sous l'influence des réactifs chimiques, adoptés dans la technique histologique, les cellules à pocal subissent une certaine déformation. Le plus souvent, le contenu du pocal s'en échappe et la membrane forme des plis longitudinaux.

Les cellules à bâtonnet (*Cylinderzellen*) ont le noyau allongé, elliptique, situé tout au fond de l'épithélium. Le corps de la cellule est presque complètement rempli par le noyau et adhère à la base de la papille. Un long prolongement périphérique se dirige vers le sommet et atteint la surface de l'organe.

Les cellules à fourche (*Gabelzellen*) sont toutes construites sur un type, quoiqu'elles présentent de considérables différences individuelles. Leur corps elliptique émet, dans sa partie périphérique et centrale des prolongements qui se ramifient d'une manière fort bizarre. Le prolongement périphérique se divise, le plus souvent, en deux rameaux (de là leur désignation de cellules à fourche), qui atteignent la surface de la papille. Les prolongements centraux se ramifient généralement d'une manière dichotomique.

[1] Th.-W. Engelmann, *Ueber die Endigungen der Geschmacksnerven in der Zunge des Frosches* (*Zeitschrift f. Wissenschafthiche Zoologie*, Bd. XVIII, 1 Heft). — *Handbuch der Lehre von den Geweben, herausgegeben von S. Stricker*, article *Die Geschmacksorgane.*

Dans le tissu connectif, qui forme le stroma de la papille, Engelmann distingue deux couches. La couche supérieure, décrite par Key (*Nervenkissen* Eng.), présente une grande analogie avec l'*elastica anterior* de la cornée, tandis que la couche inférieure ne diffère aucunement du tissu connectif ordinaire. Les nerfs (5-6) perdent leur myéline sous la couche homogène du tissu sous-épithélial; dépourvus de myéline, les fibres pénètrent dans cette couche, s'y ramifiant richement; les fibres les plus grêles se réunissent alors aux prolongements centraux des cellules à fourche.

Les résultats précieux, obtenus par Engelmann, furent complétés par Merkel[1]. Nous nous occuperons à une autre place plus longuement de ses travaux; pour le moment, nous ne citerons que les détails les plus importants, tirés de la belle monographie de cet auteur.

Merkel donne la description de cellules qui étaient jusqu'à lui inconnues, des cellules à ailes (*Flügelzellen*). Elles embrassent, à l'aide de leurs prolongements membraneux, les corps des cellules à pocal (Eng.). Les cellules à fourche sont, d'après cet auteur, des produits artificiels. Les branches nerveuses les plus fines pénètrent dans l'épithélium et communiquent, non, comme le supposait Engelmann, avec les cellules à fourche, mais avec des cellules, auxquelles il donne le nom de cellules à bâtonnet (*Stäbchenzellen*).

Leydig[2] ne prend point en considération les résultats obtenus par ses prédécesseurs et se borne à constater dans l'épithélium une seule espèce de cellules, qui correspondraient aux cellules à pocal d'Engelmann, aux cellules modifiées de Key, etc., etc. Ce sont, à son opinion, les appareils terminaux des nerfs, les cellules sensorielles.

[1] Fr. Merkel, *Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere*. Rostock, 1880.

[2] Fr. Leydig, *Zelle und Gewebe*. Bonn, 1885. — Les mémoires de Beale (*New Observations*, etc., in *Quart. Journ. of Microsc. scienc.*, 1869) et de Maddox (*A Contribution*, etc., in *Monthly Microsc. Journ.*, 1869) m'ont été inaccessibles.

Schwalbe[1] se borne à résumer les résultats obtenus par Key, Engelmann et Merkel.

Krause[2] constate, d'accord avec Merkel, dans l'épithélium des papilles fongiformes, la présence des cellules à ailes (*Flügelzellen*). Les travaux de Holl[3] ont peu contribué à élucider la question de la structure des papilles. Cet auteur reconnaît, outre les cellules décrites par Merkel, une autre espèce de cellules, les cellules basales (*Basalzellen*). Sans entrer dans une description plus précise de leur structure, il les place dans la couche la plus profonde de l'épithélium, dans la couche granuleuse (*Körnerschichte*), et leur attribue le rôle des spongioblastes (Holl, p. 65). Relativement aux cellules sensorielles, Holl partage l'opinion de Merkel. Holl termine la liste des auteurs qui ont publié des travaux sur la structure des papilles nerveuses. Voir plus bas les travaux d'Ehrlich, d'Arnstein.

Cette revue assez consciencieuse nous prouve, que ni la structure des papilles, ni les terminaisons nerveuses de cet organe n'ont été suffisamment approfondies. Les opinions des savants, concernant les terminaisons nerveuses, se réduisent uniquement à des hypothèses sans base suffisante de faits. Bien plus sûres sont nos notions sur la structure de l'épithélium des papilles, quoiqu'on ne puisse nier que, là aussi, nous nous trouvons devant des opinions plus ou moins contradictoires.

La structure anatomique générale des papilles fongiformes fut décrite plusieurs fois et très minutieusement (Waller, Leydig, Fixsen, Key, Engelmann). Comme ces descriptions sont généralement connues et complètement d'accord avec la réalité, nous trouvons inutile de les répéter. Les papilles fongiformes sont dispersées d'une ma-

[1] G. Schwalbe, *Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane Erlangen*, 1887. — La désignation des *cellules basales*, dont se sert Schwalbe, s'applique, à ce qui nous semble, à toutes les cellules du fond de l'épithélium.

[2] W. Krause, *Allgemeine u. Microscopische Anatomie*. Hannover, 1876. — *Nachträge zur Allgemeinen u. Microscopischen Anatomie*. Hannover, 1881.

[3] M. Holl, *Zur Anatomie der Mundhöhle v. Rana temporaria* (*Sitzungsberichte der k. Akad. d. Wissenschaften*. Wien, 1887, Bd. XCV, *Math. naturwiss. Classe*).

nière assez régulière sur toute la surface supérieure de la langue de la grenouille. Leur nombre est variable. Chez certains individus adultes et complètement développés, on en trouve relativement peu ; chez d'autres, au contraire, elles sont très nombreuses. En présence de pareilles différences individuelles, ce n'est que naturel que Leydig ait constaté le nombre de cent, Fixsen de deux cent trente-huit papilles.

Sur la voûte ainsi que sur la base de la cavité buccale, nous trouvons, au milieu de l'épithélium vibratil ordinaire, des îlots des cellules épithéliales modifiées. La structure de l'épithélium de ces îlots correspond parfaitement avec celle du sommet des papilles fongiformes. On peut dire autant des fibres nerveuses et de leur relation avec l'épithélium. Les différences qui existent entre les îlots et les papilles fongiformes se rapportent principalement aux dimensions et à l'élévation au-dessus du niveau des parties environnantes.

Merkel embrasse d'un seul terme *disque terminal* (*Endscheibe*)[1] les papilles nerveuses ainsi que les îlots de la voûte et de la base de la cavité buccale ; comme ce terme nous paraît bien choisi, nous nous en servirons dans notre description.

Examen des disques terminaux sur les coupes. — Nous avons appliqué diverses méthodes pour la préparation des coupes de la membrane muqueuse de la langue et du palais. Nous l'avons durcie dans l'alcool. Comme agents fixateurs, furent employés l'acide chromique (1/4 pour 100), le bichlorure de mercure (5 pour 100), les liquides de Kleinenberg, de Flemming et de Carnoy[2]. Ce dernier, ainsi que le bichlorure de mercure et le liquide de Flemming, ont donné les meilleurs résultats. Pour l'inclusion des objets, nous nous sommes servi de la paraffine et de la celloïdine. Dans la paraffine, la membrane muqueuse subit une trop forte contraction, de sorte qu'on devrait donner la préférence à la celloïdine, si d'autre part

[1] Leydig le nomme *Sinnesplatte;* Engelmann, *Geschmacksscheibe.*

[2] Alcool, 6 vol., ac. acétique (glac., 1 vol., chloroforme, 3 vol. — J.-B. Carnoy, *la Cellule;* appendice; t. III, p. 276.

l'enrobage dans la paraffine ne tendait à faciliter la préparation des coupes très fines, ce qui est de la plus haute importance dans le cas qui nous occupe.

L'examen des coupes offre souvent, dans les recherches histologiques, la possibilité de se faire une idée exacte de la structure de tout l'organe examiné. Pour l'examen des disques terminaux, la méthode des coupes est insuffisante ; en premier lieu, l'extrême délicatesse des cellules du disque, puis leur grand nombre rendent absolument nécessaire l'application d'un autre mode de recherches, la méthode de dissociation.

La figure 19 présente la coupe transversale d'un disque terminal. La multitude des noyaux qui apparaissent distinctement dans la préparation, traitée par diverses matières colorantes, nous prouve que le disque est constitué par un grand nombre de cellules.

En examinant attentivement l'agglomération des noyaux, qui, au premier coup d'œil, font l'effet d'être dispersés sans aucune symétrie, nous apercevons qu'ils sont étalés en quatre rangées, qui ne sont pas tout à fait régulières.

Les rangées des noyaux qui apparaissent sur les coupes transversales correspondent évidemment aux couches des noyaux de tout l'organe. L'irrégularité qui caractérise ces rangées de noyaux provient d'une part de la différence de la hauteur des cellules épithéliales du disque; d'autre part, du changement qui s'opère dans le tissu animal sous l'influence des agents durcissants et fixateurs. En subissant le durcissement, les disques terminaux se contractent assez considérablement, et la contraction de tout l'organe doit faire naître un désordre plus ou moins grand dans la distribution des rangées de noyaux. La plus régulière, c'est-à-dire la plus rapprochée d'une ligne droite, est la première rangée (partant de la surface du disque) (fig. 19).

Les cellules de la rangée suivante sont disposées de manière à présenter, non l'aspect d'une ligne droite, mais plutôt celui d'une ligne brisée.

La troisième rangée s'éloigne encore davantage d'une ligne droite. Enfin la dernière, la quatrième, revient à une certaine régularité. Sous la dernière rangée de noyaux s'étend une couche de tissu homogène, compacte, réfringent. C'est la *Nervenschale* de Key, le *Nervenkissen* d'Engelmann. Nous la désignerons sous le nom de *membrane basale*. La membrane basale passe invisiblement vers le centre dans le tissu connectif ordinaire, qui sert de stroma au disque terminal, tandis que, dans la partie supérieure, elle est délimitée par la couche la plus profonde de l'épithélium (fig. 20, *b*).

L'épaisseur de la membrane basale est de 0,01 — 0,015 millimètres (Engelmann). Elle varie sur les coupes fines suivant la méthode, appliquée pour le durcissement du tissu. Sous l'action de l'acide chromique, la membrane devient trouble et granuleuse, tandis qu'au contraire, en la traitant par le bichlorure de mercure et le liquide de Carnoy, elle garde son brillant et sa transparence. La granulation qui apparaît dans les préparations traitées par l'acide chromique est, sans aucun doute, un produit artificiel, ce qui se prouve en examinant une papille fongiforme, immédiatement après avoir coupé un pli de la membrane muqueuse, dans la solution physiologique de chlorure de sodium (0,6 pour 100). Elle se présente alors très distinctement, ayant un plus grand indice de réfraction que l'épithélium et le tissu connectif. On aperçoit une couche pas trop épaisse d'un tissu luisant, grisâtre (comme le remarque avec justesse Holl), nettement séparée de l'épithélium du disque.

L'homogénéité de la membrane basale fraîche n'est pas complète (on peut en dire autant de la membrane traitée par le bichlorure de mercure et le liquide de Flemming). En appliquant un grossissement plus fort, nous voyons une certaine ondulation du tissu provenant probablement du cours onduleux des faisceaux de fibres qui constituent la membrane.

Déjà Key (*loc. cit.*) fit observer la résistance de la membrane basale en face des acides et alcalis. Engelmann, en approuvant l'observation de Key, place la membrane basale à côté de la membrane

élastique antérieure de la cornée de la grenouille. Engelmann dit : « La résistance de la membrane en face des acides et alcalis lui désigne la place parmi le tissu élastique et le tissu conjonctif. » A notre avis, toutes les données confirment cette opinion.

La membrane basale est dépourvue de noyaux, du moins l'acide acétique dilué et les couleurs d'aniline ne démontrent pas leur présence. Engelmann le dit d'une manière décisive, mais Merkel y trouve des noyaux en grand nombre, tandis que Holl n'en voit que peu.

Les noyaux que l'on trouve quelquefois dans la membrane basale ne lui sont jamais propres, mais appartiennent toujours à l'épithélium ou au tissu conjonctif. Nous avons été à même de constater souvent et très distinctement sur les coupes transversales, que les noyaux de l'épithélium et du tissu conjonctif s'enfoncent dans la membrane basale, évidemment à force d'une contraction irrégulière de tout l'organe. Dans ces cas-là, la ligne de démarcation entre la membrane basale et l'épithélium n'est jamais une ligne droite; elle devient toujours plus ou moins sinueuse. Il est probable que ce genre d'images microscopiques, où une forte contraction des tissus amenait l'insertion des noyaux dans la membrane basale, induisait les observateurs en erreur.

La membrane basale ne se colore pas, sinon très faiblement (éosine, jaune métanil).

Cette description s'applique avant tout aux membranes basales des disques terminaux qui se trouvent sur la langue de la grenouille. Les membranes des disques terminaux du palais ne diffèrent que peu des précédentes ; toute la différence consiste en ce que les dernières présentent plutôt l'aspect d'un tronc de cône que d'un cylindre (comme le font les membranes de la langue) et qu'elles sont constituées par un tissu plus filamenteux et moins uniforme.

Entre la membrane basale et les noyaux de la quatrième couche, on distingue, à l'aide d'un fort grossissement, une bande très fine de substance parsemée de granulations. Les granules sont distribuées

de manière à présenter l'aspect des cordons qui s'entrecroisent dans différentes directions, ce qui constitue une sorte de réseau extrêmement fin. L'espace entre les noyaux des autres couches est rempli par la même substance granuleuse.

Les cellules transparentes, logées à la surface du disque (fig. 19, 20, 21, 22), font l'effet des cellules cylindriques ordinaires. Entre les cellules apparaît une ligne brillante, distincte, très réfringente, qui semble être le ciment intercellulaire. Ces stries claires, observées par Key, sont singulièrement distinctes sur les préparations fixées dans le liquide de Carnoy. Elles ne se colorent pas, de sorte qu'elles se dessinent nettement sur le fond des cellules colorées (fig. 21, *a*).

L'examen attentif des coupes démontre autour de chaque noyau des trois rangées inférieures une petite quantité de plasma (fig. 20, 22). Quelquefois, surtout sur les préparations mal fixées, il est difficile de l'apercevoir. L'image est telle, qu'on croirait voir des noyaux libres plongés dans une substance intercellulaire granuleuse.

Les préparations réussies présentent des endroits très instructifs, comme, par exemple, sur la figure 20, *a;* le plasma dans lequel est logé le noyau donne un prolongement qui atteint la surface libre du disque.

Les corps et les prolongements des cellules se colorent par le chlorure d'or. En traitant les disques par ce réactif, on aperçoit souvent quelques cellules à base élargie et un long prolongement périphérique qui se distinguent par une coloration brune, presque noire.

Le grand nombre des noyaux ainsi que l'extrêmement petite quantité de plasma qui les entoure dans la partie inférieure des disques ont peut-être suggéré à Leydig l'idée que ces noyaux pouvaient bien appartenir aux cellules jeunes (*jüngere Zellen*), tandis que les noyaux de la première rangée pouvaient faire partie des cellules adultes (*fertige Zellen*). A notre avis, les suppositions de Leydig ne correspondent pas à l'état des choses réel. Les preuves contre les assertions de Leydig se présenteront par elles-mêmes plus loin, où

nous parlerons des résultats obtenus par la dissociation des cellules épithéliales du disque. En isolant, nous obtenons toute une série de formes épithéliales, caractérisées par des traits morphologiques constants, des formes qui n'ont point le caractère des cellules jeunes. Aucun doute n'est possible que les cellules jeunes, c'est-à-dire les individus cellulaires non développés, peuvent, pendant un certain temps, exister dans les disques terminaux; elles résultent de la division des cellules adultes. Ces cellules jeunes subsistent seulement peu de temps et n'apparaissent jamais, comme le suppose Leydig, en couches entières. Les figures karyokinétiques dans les noyaux des disques terminaux sont très rares. Nous avons pu observer la mitose dans un noyau une seule fois, malgré que nous avons examiné tout au moins deux cents coupes (fig. 22, *b*).

Ici nous parlerons d'une observation, à laquelle, il est vrai, nous n'attribuons pas de grande importance.

Il nous est arrivé plusieurs fois (quoique pas souvent) de rencontrer des grands disques terminaux avec deux troncs nerveux parallèles, mais situés à une certaine distance. Comment expliquer cette forme des disques? Il est possible que nous ayons là deux disques qui se sont accidentellement réunis l'un avec l'autre au moment de leur formation. Mais plus vraisemblable est à notre avis la supposition que le disque double résulte d'un arrêt de développement.

Dans son traité sur le développement des organes de sens de la ligne latérale des Amphibiens, M. Mitrofanoff[1] arrive à la conclusion que chacun de ces organes « se forme par séparation d'un autre qui le précédait » (p. 58). En face d'une telle opinion, nous pouvons, avec quelque vraisemblance, émettre l'hypothèse suivante de la formation des disques doubles. Supposons (et une telle supposition ne sera pas, à ce qu'il nous semble, dépourvue de fondement), que les disques terminaux, en analogie avec les « organes latéraux », se forment par division des disques mères. Il peut donc

[1] P.-J. Mitrofanoff, *Sur les organes du sixième sens des Amphibiens* (texte russe), *Bulletins de l'Université de Varsovie*, 1888.

arriver que le disque fils n'ait réussi à se séparer complètement du disque mère, et de là l'apparition d'un disque double.

Tous les noyaux du disque terminal se colorent intensivement par diverses matières colorantes. Les nombreux nucléoles qui se trouvent dans chaque noyau absorbent avec une avidité singulière les substances colorantes. En colorant les coupes par le vert de méthyle, la safranine et le jaune-métanil (*Metanilgelb*), nous obtenons une préparation très belle et fort instructive : la première rangée de noyaux se colore en rouge; les autres en vert, tandis que le plasma cellulaire, la substance granuleuse intercellulaire et la membrane basale se colorent en jaune (fig. 22).

Les disques terminaux du palais sont entourés de cellules vibratiles et caliciformes (*Becherzellern*). Les papilles fongiformes n'ont point de cils, à l'exception d'une bande étroite qui se trouve au voisinage du sommet. Une guirlande, composée de trois à quatre rangées de cellules vibratiles entoure chaque sommet de la papille. Les cellules vibratiles apparaissent très distinctement sur les coupes, quoique leurs cils soient, dans la majorité des cas, détruits sous l'influence des agents durcissants et fixateurs ; il est cependant assez facile de les reconnaître. Elles se distinguent par leur plasma grossièrement granulé, par leur disposition caractéristique — la disposition en tuile — et enfin par la différence qu'elles manifestent en face des couleurs de la houille : elles se colorent toujours autrement que les cellules des disques et les cellules qui recouvrent les surfaces latérales des papilles fongiformes.

Examen des cellules épithéliales des disques dissociés. — Nous avons eu recours, pour la dissociation de l'épithélium des disques terminaux, aux différents liquides de macération, afin de pouvoir avec une plus grande exactitude apprécier les résultats que nous avons obtenus dans nos recherches. L'acide chromique faible (1 pour 2 000), recommandé par M. Schultze, présente dans le cas qui nous occupe un grand inconvénient : les cellules s'y contractent excessivement. La solution à 10 pour 100 de chlorure de sodium avec l'addition de

chloral serait un agent excellent, si toutefois elle n'opérait un gonflement considérable des éléments constituant les tissus. Pour faciliter la dissociation des éléments cellulaires du disque, il y a souvent utilité à traiter les tissus pendant vingt-quatre à quarante-huit heures par la solution saturée du vert de méthyle. Aussi l'alcool au tiers, de Ranvier (avec l'hydrate de chloral) est très recommandable. Mais la priorité appartient à la solution à 4 pour 100 de bichromate de potassium. Nous l'avons dissous non dans l'eau distillée, mais dans une solution à 1 pour 100 d'hydrate de chloral. Ce dernier, ayant les propriétés antiseptiques, permet de pratiquer la macération des tissus pendant un temps considérable, les garantissant de l'influence des microorganismes putréfacteurs. Nous avons soumis à l'action du liquide ainsi préparé (de douze à soixante heures) des langues de grenouilles entières et des lambeaux de muqueuse, arrachés du palais. D'une préparation macérée, nous avons retranché à l'aide de ciseaux un pli pas trop grand de muqueuse, que nous avons placé sur une lame de verre, et, sous la loupe, nous accomplîmes la séparation des papilles fongiformes des filiformes. Plusieurs papilles fongiformes furent, à l'aide d'une aiguille ou d'un pinceau très fin, transportées sur une seconde lame porte-objet. Et alors, dans une goutte d'une solution très faible d'éosine et de vert d'iode, à l'aide d'un grossissement considérable du microscope simple, nous avons opéré, avec des aiguilles d'acier minutieusement aiguisées, la dissociation des cellules épithéliales les unes des autres. En procédant de cette manière, nous avons obtenu la coloration des noyaux en vert, celle du plasma des cellules en rouge.

1. *Les cellules cylindriques.* — A la première rangée des noyaux du disque terminal correspondent les cellules construites sur le type des cellules de l'épithélium cylindrique ordinaire. Aussi les désignerons-nous sous le nom de « cellules cylindriques ». Key les nommait « cellules épithéliales modifiées » ; Engelmann, « cellules à pocal », et enfin Merkel leur donne la désignation, dont nous nous servons, de « cellules cylindriques » (*Cylinderzellen*) et dont se sont

servis Schwalbe et Holl. Leydig les appelle « cellules gustatives » (*Geschmackszellen*).

Les cellules cylindriques sont disposées très étroitement. Sous l'influence de la pression réciproque, elles prennent la forme des prismes. Leurs extrémités supérieures, placées au même niveau, forment la surface libre du disque. Leur corps prismatique passe tout au-dessous du noyau en un prolongement protoplasmique assez irrégulier. Les grands noyaux sphéro-elliptiques des cellules cylindriques sont étalés tous au même niveau, de sorte que l'axe longitudinal du noyau fait un angle droit avec l'axe du disque terminal. Les cellules cylindriques à l'état frais présentent une teinte jaunâtre. Merkel, Leydig y ont aperçu une striation longitudinale très fine (fig. 1). Ces stries, presque invisibles sur les coupes transversales des disques terminaux, apparaissent très distinctement, non seulement sur les cellules isolées, mais même sur les préparations fraîches. Lorsque la papille se trouve dans une position commode pour l'observation, on parvient à les voir quelquefois tout à fait bien.

Le corps d'une cellule cylindrique, qui n'a pas subi l'influence des réactifs chimiques, est transparent. Le plasma contient en grande quantité des granulations fines, qui, à l'état frais, sont presque invisibles. Les cellules cylindriques deviennent opaques dans les liquides de macération. La transparence, propre à la cellule vivante, disparaît sans trace ; le plasma devient granuleux (fig. 1). Une partie du contenu de la cellule vivante se verse *des fois* en dehors, formant un globule gélatineux. Sur les cellules isolées, on voit de même une partie du contenu se verser. Cette excrétion n'est pas cependant de nature muqueuse (*sensu strictiori*), car elle ne se colore pas caractéristiquement ni par l'hématoxyline, ni par la safranine. La singulière attitude des cellules cylindriques en face des couleurs d'aniline est surtout remarquable. Elles présentent une affinité beaucoup plus grande avec les pigments que toutes les autres cellules de la langue et du palais, de sorte que les disques terminaux apparaissent sur le fond de l'épithélium environnant sous l'aspect d'îlots dis-

tinctement délimités par la coloration d'une intensité plus forte [1]. Parmi les matières colorantes absorbées par les cellules cylindriques avec une singulière avidité, il faut nommer l'hématoxyline, la safranine, le bleu de méthylène, le bleu d'aniline. Dans les préparations de l'acide chromique, des liquides de Flemming, de Kleinenberg et de Carnoy, la teinte des sommets des cellules cylindriques se renforce, ce qui prouve que les parties périphériques desdites cellules présentent, au point de vue des propriétés chimiques, quelque différence avec les parties intérieures, qui prennent une coloration relativement plus faible.

Les cellules cylindriques subissent, sous l'influence des différents agents durcissants et fixateurs, certaines modifications ; elles se contractent assez remarquablement, quoique également. Ainsi, malgré leurs dimensions notablement diminuées, elles gardent le type de structure normal presque non changé. L'influence des réactifs appliqués dans les procédés de recherches histologiques se marque le plus distinctement sur les masses muqueuses qui font saillie sur la cellule en forme de bouchons gélatineux (*Gallertpröpfe*, Leydig), ainsi que sur les parties des cellules qui sont en contact avec ces globules de sécrétion. Nous chercherions donc en vain, sur les coupes transversales de la membrane muqueuse durcie, les globules gélatineux ; ils disparaissent complètement et laissent, des fois seulement, des traces peu distinctes de leur présence : une sorte de flocons très délicats, apparaissant sur le sommet de la cellule, qui a subi aussi, sous l'influence des mêmes conditions, une certaine modification. Ainsi, sur la surface supérieure de la cellule, c'est-à-dire là où, dans les conditions normales, sont situés les globules de sécrétion, nous apercevons une excavation assez grande (fig. 21, *b*), dont le fond est formé par la partie du plasma d'aspect semi-lunaire, à coloration plus intense (fig. 21, *b*). Les bouchons gélatineux ne forment pas partie stable des cellules cylindriques (*v*, *p*, *l*) de

[1] Merkel avait déjà fait remarquer la tendance des cellules cylindriques à l'absorption des pigments.

sorte que leur surface supérieure est tantôt complètement aplatie, tantôt sphérique. Sur les coupes transversales, le contour supérieur de la cellule cylindrique présente, dans le premier cas, une ligne droite; dans le dernier, une ligne concave. Toutes ces données — la présence des globules de sécrétion, les singulières propriétés des sommets des cellules cylindriques en face des matières colorantes — témoignent en faveur de l'opinion émise par Leydig, qui attribue aux cellules cylindriques les propriétés des cellules sécrétantes. Leydig vient d'émettre une nouvelle théorie fort originale, que les cellules nommées « sensorielles » (*Sinneszellen*) remplissent, à un certain point, le rôle des cellules sécrétantes. S'y reposant, il désigne les cellules cylindriques du disque terminal du nom de « cellules gustatives » (*Geschmackszellen*). Leydig suppose que ces cellules se continuent directement avec les fibres nerveuses. Nous tâcherons de démontrer plus loin que les opinions de Leydig dans cette matière ne répondent pas à l'état réel des choses; pour le moment, revenant à la description des cellules cylindriques, nous remarquons que, d'après Leydig, leurs extrémités centrales sont constituées par une masse protoplasmique réticulaire (*ein protoplasmisches Schwammnetz*). Comment se comportent en réalité les prolongements centraux des cellules, serait très difficile à décider. S'attachent-ils à la membrane basale, ou bien se terminent-ils parmi les corps des autres cellules du disque? Ce sont des questions auxquelles nous n'oserions répondre décisivement. Sur les cellules isolées nous voyons bien que ces prolongements sont très irréguliers, tantôt courts, tantôt longs, comme déchirés, faisant en somme l'effet d'avoir été arrachés avec effort de leur point d'implantation (fig. 1). L'étude de nombreuses préparations nous permet seulement d'émettre l'hypothèse que les prolongements des cellules cylindriques, devenant de plus en plus minces, atteignent la membrane basale, où ils s'entre-croisent avec les prolongements des autres cellules (*v, p, l*). Il est cependant hors de doute que ces prolongements, apparaissant en forme de trabécules protoplasmiques extrêmement fines

parmi les corps des cellules de la partie médiane et inférieure du disque, constituent en grande partie la substance granuleuse internucléaire, dont nous avons parlé plus haut (*Neurospongium externum* de Holl).

2. *Les cellules à ailes.* — La seconde rangée de noyaux correspond aux cellules, décrites pour la première fois par Merkel et nommées par lui « cellules à ailes » (*Flügelzellen*). Ces cellules, qui n'existent, autant que nous le savons, que chez les Batraciens, se distinguent par leur forme bizarre.

La partie de la cellule qui contient le noyau se trouve à une petite distance du noyau de la cellule cylindrique (fig. 6). Le prolongement périphérique membraneux, très fin, embrasse le corps de la cellule cylindrique. Les figures 2-6 donnent une idée de la richesse des formes de ces prolongements singuliers. Ce sont des lames protoplasmiques extrêmement minces, formant des plis en diverses directions. En certaines places, elles font apparaître des saillies, des épaississements en forme de bâtonnets, qu'on pourrait désigner du nom de côtes (*rippenartige Verdickungen*, Merkel). Les membranes ou ailes, étendues entre ces côtes, sont disposées dans différents plans, très rarement dans un seul.

L'observation d'un petit groupe de cellules du disque isolées permet de se faire une idée assez exacte de la position naturelle des ailes et de leurs rapports avec les cellules cylindriques. Nous voyons que les ailes se réunissent en faisant différents angles et que les côtes adhèrent intimement aux corps des cellules cylindriques. Sur les disques terminaux, soumis à l'action du nitrate d'argent, parmi les têtes des cellules cylindriques apparaissent des figures noires étoilées. Ce sont probablement les ailes, qui ont pris une teinte bien renforcée. En colorant les disques terminaux vivants par le bleu de méthylène, nous apercevons quelquefois, parmi les têtes des cellules polygones, des lignes bleues, courbes, qui se rencontrent en formant la lettre X. D'après ce que nous avons dit de la position des ailes, le rôle et l'origine de ces lignes s'expli-

quent facilement. Il faut cependant remarquer que la coloration des cellules à ailes par le bleu de méthylène est un phénomène relativement assez rare.

L'observation de ces images, ainsi que des images obtenues à l'étude des cellules isolées, nous conduit à une opinion qui est complètement d'accord avec la description donnée par Merkel. Cet auteur dit : « Les ailes des cellules à ailes présentent des sinuosités, qui logent les cellules cylindriques à demi emmaillotées dans les ailes. Les saillies en forme de bâtonnets, qui adhèrent intimement à l'axe longitudinal de la cellule cylindrique, se dirigent vers la périphérie, de sorte qu'elles font l'impression de former une partie de la cellule cylindrique et de n'être qu'un contour fortement accentué de ladite cellule (*als gehörten sie, scharfe Grenzcontouren darstellend, der Cylinderzelle selbst*). »

En face de ces données positives, s'explique l'origine des stries brillantes, qui apparaissent sur les coupes transversales du disque terminal entre les corps des cellules cylindriques : ce sont tout simplement les côtes des cellules à ailes, entourées d'une petite quantité de substance intercellulaire. Les stries se trouvent sur les coupes, comme nous le savons du reste, entre chaque cellule cylindrique avoisinante. Au premier coup d'œil, ceci pourrait induire en erreur, vu qu'en réalité les côtes n'apparaissent que dans l'espace libre entre trois ou quatre cellules cylindriques voisines. Aussi apercevons-nous sur les coupes des places où la présence des lignes brillantes paraît tout à fait inexplicable (ce sont les places qui correspondent à la coupe faite à la surface latérale de la cellule cylindrique et non au point de la rencontre de plusieurs cellules). L'explication de cette contradiction apparente n'offre aucune difficulté. Une coupe, même la plus fine, peut toujours contenir toute l'épaisseur de la cellule cylindrique (le diamètre d'une cellule cylindrique, non changée sous l'influence des réactifs, est de $0^{mm},01$-$0^{mm},1012$ (Engelmann). Supposons que la surface supérieure de la coupe examinée ne présente pas la strie brillante; néanmoins nous

l'apercevrons à la même place sous l'aspect d'une ligne claire, reluisante au-dessous.

Nous ne nous sommes occupés de la question de l'origine et de la signification de ces stries claires un peu longuement, que pour nous munir suffisamment de preuves contre l'assertion de Leydig, exposée dans une de ses dernières publications. Leydig ne fait pas mention des cellules à ailes et passe sous silence les résultats obtenus par Merkel (1880). A l'exemple d'Engelmann, il suppose que les cellules cylindriques possèdent une forte membrane brillante. « Il est facile, dit-il, de se convaincre que les bâtonnets ne présentent l'apparence d'individus indépendants que grâce à l'illusion optique, résultat de la présence de l'enveloppe membraneuse de la cellule. Les bords des cellules polygones apparaissent sous l'aspect de lisières (*Leisten*), qui produisent l'effet des stries brillantes. » Une telle opinion est difficilement conciliable avec les données obtenues par la dissociation des cellules du disque.

Les membranes des cellules à ailes présentent des stries longitudinales fines, quoique très distinctes, observées déjà par Merkel (fig. 3, 4 et 5). Les cellules cylindriques ont de même, comme nous l'avons vu, une striation longitudinale. Merkel, se basant là-dessus, prétend que les cellules à ailes ne sont qu'une modification (*eine Abart*) des cellules cylindriques, ou bien un certain stade de leur développement (*vielleicht eine Entwickelungsstufe*). S'il faut absolument refuser aux cellules à ailes l'indépendance des éléments spécifiques, nous nous déclarerions pour l'hypothèse que ce sont les cellules cylindriques aplaties, au moment de leur naissance, par pression exercée par les cellules avoisinantes.

Les prolongements centraux des cellules à ailes se distinguent, ainsi que les périphériques, par la grande variété des formes. Ils sont toujours très longs, et quelquefois ramifiés. Souvent une cellule présente deux prolongements : l'un chemine vers la base, tandis que l'autre s'étend horizontalement entre les corps des cellules du disque (fig. 5). Le dessin de Merkel (pl. VII, fig. 22, *l*, *c*) présente

une cellule, dont le prolongement a été probablement arraché dans le cours de la dissociation. Dans le grand nombre d'observations faites sur des cellules à ailes bien conservées, nous n'avons pas vu aucune avec un prolongement aussi court.

La longueur considérable des cellules à ailes permet d'admettre que leurs prolongements atteignent la membrane basale. Quelques prolongements présentent un élargissement vers leur extrémité centrale. Cet élargissement émet de petits prolongements, qui rappellent une sorte de dentelure à l'aide de laquelle la cellule s'attache à son substratum (fig. 2).

Les noyaux ovalaires des cellules à ailes à l'axe perpendiculaire sont situés généralement tout au-dessous des noyaux des cellules cylindriques (fig. 6) ; quelquefois, pourtant, le noyau se trouve beaucoup plus bas, ce qui arrive dans les cas où le prolongement périphérique est allongé fortement (fig. 3). A cause de cela, la seconde rangée des noyaux n'offre pas la régularité de la première.

3. *Les cellules à fourche* (*Gabelzellen,* Engelmann). — Pour la bizarrerie des formes, les cellules à fourche ne l'emportent pas sur celles que nous venons de décrire. Billroth (*loc. cit.*) présente le dessin d'une telle cellule, sans en donner pourtant une description plus précise (voir l'introduction historique). C'est à Engelmann que nous sommes redevables d'une description de ces cellules assez détaillée, quoiqu'il ait confondu ses *Gabelzellen* avec les cellules à ailes, dont l'existence lui était complètement inconnue. (Pour Engelmann, les cellules à ailes n'étaient que les cellules cylindriques, modifiées sous l'influence des réactifs. Cet auteur ne prend en considération que les « côtes » des prolongements à ailes ; la membrane étendue entre ces côtes lui avait échappé, de sorte que parmi les dessins d'Engelmann il n'y en a que quelques-uns qui présentent de vraies cellules à fourche.)

Merkel donne également dans sa monographie le dessin d'une cellule à fourche (pl. VII, fig. 21, *l, c*) ; mais elle est pour lui un

produit artificiel. « Les cellules à fourche, telles que les comprend Engelmann, ne se trouvent point dans les disques terminaux des Batraciens. Je n'ai rencontré que dans les cas extraordinaires et très rarement des cellules à prolongements, présentant l'aspect des fourches. Le plus bel exemplaire fournit la figure 21. Leur extrême rareté, ainsi que la multiformité excessive des prolongements, permettent de conclure, et avec quelque vraisemblance, que nous avons là une déformation d'une autre cellule. Du reste, je n'ai réussi à en tirer d'autres détails instructifs. » Holl est d'accord avec Merkel ; il pourvoit le dessin d'une cellule en question d'une remarque suivante : « Ainsi que Merkel, je n'ai rencontré qu'un très petit nombre de cellules à fourche d'Engelmann, et ce sont peut-être les cellules à ailes qui ont subi une transformation rétrograde. »

En face des résultats obtenus dans le cours de nos recherches, nous croyons pouvoir affirmer que les cellules à fourche (nous nous servons de la désignation introduite par Engelmann) existent et qu'elles existent comme éléments épithéliaux indépendants. Il est facile de comprendre comment un savant de la force, de Merkel n'ait pu prononcer sur leur nature un jugement décisif. La grande variété des formes, l'extrême délicatesse des cellules, qui subissent des altérations considérables, quand on les dissocie à l'aide des aiguilles, leur position au fond du disque et enfin l'entrelacement de leurs prolongements avec ceux des autres cellules, telles sont les causes qui rendent les recherches extrêmement difficiles.

Les cellules à fourche renferment des grands noyaux ovalaires, qui forment la troisième rangée irrégulière, décrite plus haut ; ils sont entourés d'une couche de protoplasma excessivement mince. Le corps de la cellule donne dans sa partie centrale et périphérique des nombreux prolongements très grêles. Les prolongements sont tous construits sur un type, quoiqu'ils présentent des variations individuelles considérables. Quelquefois, du pôle périphérique de la

cellule se dégage un seul prolongement ramifié (fig. 7, 9) ; ailleurs, deux ou trois, et ceux-ci peuvent encore présenter des ramifications latérales (fig. 8). Tous ces prolongements atteignent la surface libre du disque.

La figure 10 donne une idée assez exacte de la position du noyau et des prolongements périphériques d'une cellule à fourche caractéristique.

Les prolongements et leurs ramifications latérales font l'effet des bâtonnets raides et brillants, formés d'une substance homogène. Quelques-uns présentent des renflements terminaux en forme de boutons; mais il est difficile de décider, si les derniers existent dans la cellule vivante, ou s'ils ne sont tout simplement qu'un produit artificiel.

Les prolongements centraux des cellules à fourche, qui sont quelquefois extrêmement longs, se distinguent caractéristiquement des prolongements des cellules à ailes. Ils sont toujours au nombre de 2 à 4; un unique n'apparaît jamais. Ils partent de la partie de la cellule qui est située immédiatement au-dessous du noyau (fig. 7, 9), ou bien de là où le corps cellulaire commence à s'allonger (fig. 8).

Sur les préparations réussies, ils présentent l'aspect de fils à varicosité très fins, plus ou moins longs et plus ou moins ramifiés. La nodosité est leur trait stable, qui se conserve dans tous les liquides de macération (nous n'avons rencontré qu'une seule cellule, et dans une préparation mal réussie, présentant un long prolongement sans varicosité).

Une considération toute spéciale mérite la cellule dessinée sur la figure 7, présentant des prolongements extraordinairement longs et tout à fait fantastiques. Le prolongement à varicosité, désigné par *a*, est d'une longueur d'à peu près $0^{mm},08$. Toute la hauteur de la partie épithéliale du disque entier n'est pas de beaucoup moins grande ($0^{mm},06$ à $0^{mm},09$ de la surface du disque jusqu'à la membrane basale). En face de ces chiffres, nous sommes contraints à

admettre que les prolongements centraux des cellules à fourche, non seulement gagnent la membrane basale, mais qu'ils s'étendent sur elle dans un plan horizontal. Aussi, sur un petit groupe isolé de cellules, on voit que les prolongements des cellules à fourche cheminant sur le substratum s'y entrecroisent avec les prolongements des cellules à ailes et constituent un plexus assez serré, qui comprend, en outre, les prolongements des cellules à bâtonnet et les fibrilles nerveuses (*v*, *p*, *l*).

Pour Merkel, les cellules à fourche étaient, comme nous l'avons fait remarquer plus haut, un produit artificiel, tandis que Holl émettait l'hypothèse d'une dégénérescence des cellules à ailes. Les traits caractéristiques invariablement constants, malgré l'adoption des différentes méthodes de macération, ne laissent aucun doute que la supposition de Merkel ne correspond pas à la réalité. Cet auteur ne dit point de quelles cellules pourraient provenir les cellules à fourche. La seule supposition admissible se présenterait, que ce sont les cellules à ailes qui ont subi l'influence destructive des liquides de macération. Mais, pour se convaincre complètement de l'erreur d'une telle opinion, il suffit de comparer la longueur des prolongements centraux de ces deux genres de cellules. Les prolongements des cellules à fourche sont toujours beaucoup plus longs que ceux des cellules à ailes. On conçoit facilement que le gonflement de la préparation ne peut amener la transformation du prolongement même le plus long d'une cellule à ailes en un prolongement comme celui de la figure 7.

4. *Les cellules en bâtonnet* (*Geschmackszellen* de Key, *Cylinderzellen* d'Engelmann, *Stütz.*- et *Stäbchenzellen* de Merkel).— Les cellules en bâtonnet présentent l'apparence, comme le marque du reste leur désignation, d'un bâtonnet. Leurs grands noyaux sont étalés assez régulièrement immédiatement au-dessus de la membrane basale, dont ils ne sont séparés que par l'extrêmement petite couche, décrite plus haut (p. 715), de substance granuleuse (*Neurospongium internum* de Holl). Le noyau est situé dans la partie la plus inférieure de la

cellule, à sa base. Nous distinguons deux types de cellules en bâtonnet [1].

Le type *a*. La comparaison de nos dessins (fig. 11, 12, 13, 14) avec ceux de Merkel nous fait voir que le type *a* correspond aux cellules, qu'il désigne du nom de cellules de soutènement (*Stützzellen*, Merkel, *Cylinderzellen*, Engelmann).

Le corps des cellules de ce type, présentant dans le voisinage du noyau l'aspect d'un cône plus ou moins régulier, donne vers la périphérie des bâtonnets longs et tout à fait droits, qui atteignent la surface libre du disque. La base du cône, généralement aplatie (fig. 12, 13, 14), adhère à la membrane basale, s'y appliquant à l'aide des deux ou trois racines disposées horizontalement. Sur les cellules dissociées, ces dernières apparaissent en forme de petits prolongements à terminaisons inégales, comme arrachées. Cependant, nous en avons aussi rencontré des prolongements plus longs, et quelques-uns d'eux étaient même ramifiés (fig. 14). Nous supposons que tous ces prolongements se comportent ainsi, c'est-à-dire que les cellules s'attachent à la membrane basale à l'aide des prolongements ramifiés, rampants. Ces longs éléments s'arrachent très facilement du corps de la cellule, n'y laissant qu'un débris en forme de petites racines.

Le type *b* diffère du précédent par la construction de son prolongement central. Ces cellules présentent chacune un seul prolongement central, qui est assez court, quelquefois ramifié (fig. 15, 16, 17). Les dessins de Merkel démontrent que ce sont *probablement* ces cellules qu'il nomme *Stäbchenzellen* (fig. 19, pl. VII). Merkel constate à la terminaison périphérique des cellules à bâtonnet la présence d'une éminence irrégulière (*kleine stummelförmige Fortsätzchen*). Ces éminences correspondent, à son avis, aux « pointes » (*Stiftchen*) dé-

[1] Ce ne sont pas les différences morphologiques qu'on pourrait apercevoir dans leur structure, qui nous conduisent à la division des cellules en bâtonnets en deux catégories ; celles-ci sont trop peu accusées pour rendre nécessaire une classification plus spéciale. Nous l'entreprenons plutôt en vue de faciliter la comparaison de nos résultats avec ceux de Merkel.

crites par F.-E. Schultze chez les poissons, ainsi que par Schwalbe dans les bourgeons du goût des mammifères. Il ne donne pourtant pas d'explication plus précise. « Je n'ai pas réussi à constater la présence de ces corpuscules extrêmement délicats sur des organes à l'état frais ; leur forme ne peut donc être acceptée comme tout à fait fixée (p. 80). »

Malgré tous les efforts, nous ne sommes parvenus à constater sur les extrémités libres des cellules à bâtonnet rien qui approchât de la description des « cils sensitifs» (*Sinneshaare*), ou bien des « pointes ». On ne peut que supposer que Merkel se trouvait devant un produit artificiel; notre supposition est d'autant plus vraisemblable, que les délicates cellules à bâtonnet subissent, sous l'influence des réactifs, des altérations bien marquées.

Nous avons déjà remarqué que Merkel distingue deux sortes de cellules, qu'on pourrait, en considération de leurs formes, nommer cellules à bâtonnet, *Stütz.*- et *Stäbchenzellen.*

Holl ne nie point non plus l'existence des cellules « de soutènement », quoiqu'il l'accepte avec une certaine méfiance.

L'examen de la surface d'un disque terminal entier fait apparaître les extrémités libres des cellules à bâtonnet en forme de petits cercles granuleux, tout à fait mats, dispersés parmi les têtes des cellules cylindriques. On ne rencontre, en général, qu'un seul cercle, mais quelquefois, quoique très rarement, apparaît un groupement de deux à trois. La dissociation des cellules démontre aussi parfois une agglomération de deux à trois cellules à bâtonnet, collées les unes aux autres par leurs extrémités supérieures. Merkel attache aux groupes de cercles qui correspondent à l'agglomération des cellules à bâtonnet, une importance toute spéciale ; à son avis, ce rassemblement des cellules à bâtonnet (resp. *Stütz.*- et *Stäbchenzellen*) représenterait l'appareil terminal nerveux du disque. Il se base sur l'analogie qui existerait entre le rassemblement des cellules à bâtonnet du disque et les bourgeons terminaux[1] (*Endknospen*) chez les pois-

[1] *Corps ovoïdes* de Jobert.

sons. Nous prenons la liberté de remarquer que l'opinion de Merkel à ce sujet est un peu trop risquée. A notre avis, on ne pourrait tracer une analogie qu'entre le disque total, d'une part, et le bourgeon terminal, de l'autre. Nous reviendrons plus loin au même sujet; ici nous nous bornerons à citer quelques remarques, qui font voir les côtés faibles de l'opinion de Merkel.

1. Les différences morphologiques entre les deux types de cellules à bâtonnet (entre les cellules à bâtonnet proprement dites et les cellules de soutènement, *Stütz.*- et *Stäbchenzellen*) sont d'après nos recherches si peu prononcées, qu'elles ne déterminent point la nécessité d'une division en deux groupes distincts.

2. En acceptant même dans l'agglomération des cellules à bâtonnet un analogue des bourgeons terminaux, comment expliquer la nature d'une cellule à bâtonnet isolée? Il faut faire remarquer que Merkel ne nie point l'existence des cellules à bâtonnet isolées : « On rencontre assez souvent, « dans le bourgeon terminal », une unique cellule à bâtonnet, comme le prouve l'examen de la surface d'un disque terminal. » (Merkel, *loc. cit.*, p. 80.)

D'après Merkel, le disque terminal contiendrait des « bourgeons terminaux » (*Endknospen*), constitués par une seule cellule sensitive (*Stäbchenzelle*), à côté d'autres bourgeons, dans lesquels la cellule sensitive apparaît entourée par des cellules de soutènement. En admettant la justesse d'une telle hypothèse, nous aurions, dans un organe, des appareils nerveux plus compliqués à côté d'appareils moins compliqués, des appareils phylogénétiquement antérieurs (les cellules sensitives isolées dans la peau de l'amphioxus) à côté d'appareils phylogénétiquement postérieurs (bourgeons terminaux).

Il y a, en outre, des faits réels, qui sont en contradiction directe avec l'hypothèse de Merkel : la disposition des fibres nerveuses dans les disques (*v*, *p*, *l*).

En terminant la description des cellules à bâtonnet, nous ferons remarquer qu'elles se comportent en face des matières colorantes un peu différemment que les cellules cylindriques, les cellules à

ailes et à fourche. Elles se colorent plus intensivement en noir par la solution de chlorure d'or et plus souvent que les autres par le bleu de méthylène (injecté dans les veines d'une grenouille vivante).

Avec les cellules à bâtonnet se termine la série des formes de l'épithélium du disque terminal.

La figure 18 présente la structure schématique de cet épithélium; notre dessin fut exécuté à l'aide des données obtenues par l'examen des coupes du disque, ainsi que des cellules dissociées. Comme nous le voyons, c'est sur la membrane basale que se rencontrent les prolongements centraux des cellules à ailes, à fourche et à bâtonnet. Ils sont tous plus ou moins ramifiés.

Sur les agglomérations des cellules, séparées par macération, on voit distinctement que tous les prolongements centraux forment, sous la rangée (la quatrième) des noyaux de cellules à bâtonnet, un plexus extrêmement serré. Ce plexus est constitué principalement par les prolongements centraux des cellules épithéliales (nous disons *principalement*, car les fibres nerveuses y prennent part également); il présente sur les coupes transversales l'aspect d'une substance granuleuse, formant la ligne de séparation entre la couche des noyaux et la membrane basale (*v*, *p*, *h*) (fig. 22, *c*; 20, *b*).

Holl explique tout autrement la nature de cette couche granuleuse. Elle est, pour lui, un tissu corné. « La couche granuleuse supérieure (*granulirte Schichte*) », c'est-à-dire la couche granuleuse d'au-dessus de la membrane basale, « est pour moi, en considération de sa structure et de ses propriétés particulières, qui seront décrites plus bas, un produit épithélial, *Neurospongium* (W. Müller), ou *Hornospongiosa* (Schwalbe) » (p. 59, Holl).

Le *Neurospongium internum* de Holl présente, d'après lui, une analogie parfaite avec la couche granuleuse interne de la rétine. Vers la périphérie, il passe dans l'*Interneurospongium*, qui entoure les noyaux des cellules que Holl nomme *Basalzellen*[1].

[1] Holl ne détermine pas précisément quelle est la signification des *Basalzellen*. Si

Le *Neurospongium externum* sépare les noyaux des cellules basales (*Basalzellen*) « du disque terminal proprement dit » (*eigentliche Endscheibe*).

Quelles sont les preuves qui supporteraient l'hypothèse que la couche granuleuse devrait être placée dans la catégorie des tissus cornés ? Holl n'en donne point dans son mémoire. Il s'appuie, à vrai dire, sur la résistance du tissu sous-épithélial (*das unter dem Zellcomplexe des Geschmacksorganes liegende Gewebe*) en face des acides et alcalis. Mais il ne faut pas oublier que le terme « tissu sous-épithélial » s'applique aussi bien à la membrane basale qu'à la couche granuleuse.

Key et Engelmann n'ont fait des recherches sur l'influence des réactifs que sur la membrane basale. Si la couche granuleuse en question présente les mêmes propriétés en face des réactifs, c'est un point qui n'a pas été élucidé. Nous supposons que notre opinion sur la nature de la couche granuleuse, ainsi que de la substance granuleuse internucléaire pourrait être admise sans restriction. Quelle explication plus naturelle que celle que l'agglomération des prolongements du disque (les fibres nerveuses comprises), en se contractant sous l'action des réactifs chimiques, produise sur les coupes transversales l'impression de substance granuleuse ? Sur les coupes de la membrane muqueuse durcie, la structure de tous les produits plasmatiques plus délicats s'efface presque complètement ; la préparation ne présente souvent ni les corps des cellules à ailes et à fourche, ni leurs prolongements, ni les fibres nerveuses ; nous y voyons seulement un tissu réticulaire granuleux entourant les noyaux des cellules correspondantes, — ce qui peut servir d'appui à notre supposition.

L'innervation du disque terminal. — La pénétration des fibres nerveuses sans myéline dans l'intérieur de l'épithélium du disque terminal, constatée pour la première fois par A. Key, fut mise hors de

nous comprenons bien l'idée de Holl, elles auraient les propriétés des spongioblastes (Holl, p. 65 ; voir aussi l'Introduction historique).

doute depuis l'apparition des travaux d'Engelmann, de Merkel, etc. Cependant, la manière dont ces fibres se terminent dans l'épithélium restait une question non résolue. Tous les auteurs n'étaient d'accord que sur un seul point principal : ils acceptaient le fait de l'existence d'une union directe du nerf et de la cellule d'origine épithéliale — la cellule sensorielle. Cette uniformité d'opinions ne reposait cependant pas sur des données positives ; c'était plutôt l'expression d'idées théoriques sur la structure générale de presque tous les appareils de sens.

On sait que le manque de moyens de coloration des ramifications nerveuses les plus fines était l'unique difficulté qui rendait infructueuses toutes les recherches qui avaient pour but l'éclaircissement de la structure des terminaisons nerveuses dans les organes de sens (de vue, d'ouïe, d'odorat et de goût). La méthode d'imprégnation par le chlorure d'or, introduite par Cohnheim, est insuffisante dans les recherches des appareils de sens supérieurs. Dans le cas qui nous occupe, nous avons essayé de toutes les variantes de cette méthode, mais sans obtenir de résultats satisfaisants. L'application de la méthode d'Erlich[1], dont nous allons dire quelques mots, nous a rendu des services incontestables, et nous croyons pouvoir affirmer, non sans fondement, que cette méthode deviendra un jour pour les recherches sur les terminaisons nerveuses un moyen sûr, qui dissipera le brouillard obscurcissant un des terrains les plus intéressants de la morphologie animale. La méthode de coloration des terminaisons nerveuses d'Ehrlich consiste dans l'injection, dans le sang de l'animal vivant, du bleu de méthylène (*Methylenblau*). Le procédé de l'injection est une affaire assez simple. Nous avons fait pénétrer la canule fine d'une seringue ordinaire dans la veine abdominale d'une grenouille curarisée ou bien anesthésiée par l'éther sulfurique. Il faut donner la préférence plutôt à cette veine qu'à la grande cutanée pour l'injection du bleu, vu qu'elle

[1] P. Ehrlich, *Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz.* (*Deutsche medicinische Wochenschrift*, 1886, n° 4.)

permet de l'introduire dans le cœur de l'animal non directement, mais après l'avoir fait traverser les capillaires du foie. Ceci est un point très important en face de la possibilité d'éviter une perturbation notable dans le système de circulation, que le bleu de méthylène, introduit directement dans le cœur, amènerait et qu'on rend beaucoup plus faible en faisant prendre au pigment le chemin des capillaires du foie. Pour la réussite de l'expérience, il est absolument important d'éviter tout désordre dans la circulation, car bien souvent la coloration des terminaisons nerveuses est rendue impossible par l'accumulation des globules sanguins dans les capillaires de la cavité buccale, qui barrent à la matière colorante le passage au disque. Nous aurions là une stagnation provoquée par la difficulté d'écoulement du sang veineux dans le cœur, qui est rempli par le liquide injecté. En considération d'une telle éventualité, afin d'obtenir quelque résultat satisfaisant, il faut, en pratiquant l'injection, procéder lentement. Cependant, malgré tous les moyens de précaution, il arrive quelquefois que l'expérience est complètement manquée, que les terminaisons nerveuses ne démontrent aucune trace de coloration. L'état général de l'animal, la force des contractions cardiaques, peut-être aussi la réaction des fibres nerveuses pathologiquement changée, sont là les causes qui peuvent, chacune à part, avoir une influence notoire, — l'importance d'une *causa efficiens.*

En pratiquant l'injection du bleu de méthylène, il faut prendre soin d'observer que l'air puisse pénétrer largement dans la cavité buccale, Ehrlich ayant prouvé que les fibres nerveuses saturées d'oxygène absorbaient avec une plus grande énergie la matière colorante. Les terminaisons nerveuses dans les disques se colorent aussi lorsqu'on injecte le bleu de méthylène dans le sac lymphatique dorsal, ou bien lorsqu'on le verse directement dans la cavité buccale. Le premier de ces moyens amène incontestablement un résultat évident ; mais toutefois, en appliquant cette modification dans la méthode, on obtient des images moins distinctes. Avec les termi-

naisons nerveuses s'imprègnent du pigment et aussi les granulations plongées dans le plasma des cellules du disque, ce qui n'est pas du tout désirable. Le second moyen (l'infusion) est surtout convenable pour la coloration des disques terminaux de *Hyla arborea;* du reste, l'infusion nous a donné bien des fois de très bons résultats chez la grenouille verte et chez la grenouille rousse.

Nous avons employé, pour nos recherches, le bleu de méthylène, préparé par le docteur Grübler[1], de Leipzig, dans la solution de 1 pour 1 000 (1 partie de bleu de méthylène pour 800 parties d'une solution à 0,6 pour 100 de NaCl).

Ehrlich livre, dans son mémoire concernant les résultats obtenus à l'aide de la coloration par le bleu de méthylène, la description suivante des terminaisons nerveuses dans le disque terminal de la grenouille : « Tout au-dessous de l'épithélium du disque gustatif, vous trouverez, messieurs, un plexus serré, constitué par de très fins cylindres-axes, qui présentent une varicosité plus ou moins grande. Les cellules sensorielles adhèrent par leurs extrémités aux points nodaux du plexus, sans qu'il se produise toutefois une fusion complète (*ohne mit Ihnen Jedoch zu Verschmelzen*). Du plexus nerveux fondamental se dégagent des rameaux nerveux très fins, qui pénètrent dans l'épithélium ; quelques-uns d'entre eux cheminent vers les cellules sensorielles pour se terminer sur leur surface par une petite tête pointue, distinctement marquée. » Ces images prouvent évidemment que les nerfs gustatifs ne se lient pas avec les cellules gustatives continûment, mais *per contiguitatem.* »

La vérification de ces données d'Ehrlich, extrêmement intéressantes et de première importance, fut un des buts principaux qui nous fit entreprendre ce travail.

Les recherches dans cette direction ont donné des résultats presque tout à fait identiques avec ceux d'Ehrlich. A la description courte de cet auteur il ne reste à ajouter que peu.

[1] *Methylenblau nach Ehrlich.*

Les fibres nerveuses à myéline, après avoir parcouru (d'un cours onduleux) le substratum (formé par le tissu connectif) du disque terminal, perdent leur myéline à la hauteur des anses capillaires. Et alors les fibres, privées de leur gaine médullaire, se dispersent tout au-dessous de la membrane basale en forme des cylindres-axes nus, pourvus de varicosité. Elles poursuivent le trajet le plus irrégulier ; on les voit se subdiviser, donner des multiples ramifications, s'entrecroiser les unes avec les autres et concourir à former une sorte de plexus lâche, auquel nous croyons, en vue de sa position, pouvoir donner le nom de « plexus sous-basal » (*plexus subbasalis*) (fig. 23, *c*).

Les fines fibrilles à varicosité qui se dégagent de ce plexus percent la membrane basale, à l'intérieur de laquelle elles parcourent en différentes directions. La plupart des fibrilles cheminent parallèlement à la base de la membrane, donnant des ramifications tantôt dans ses couches profondes, tantôt tout au-dessous de l'épithélium ; les autres fibrilles percent la membrane verticalement.

Après avoir traversé la membrane, les fibrilles pénètrent dans l'épithélium, en formant au-dessous de la couche des noyaux des cellules à bâtonnet un plexus extrêmement serré. Ce plexus, qu'on pourrait nommer « plexus sous-épithélial » (fig. 23, *b*), est constitué par une telle multitude de fibrilles que, sur une préparation bien colorée et à un grossissement plus faible, il fait l'effet d'une bande bleue. A la même place où le bleu de méthylène démontre la présence du plexus sous-épithélial, nous avons rencontré plus haut un réseau, formé par les prolongements des cellules à ailes, à fourche et à bâtonnets.

Du contact de ces deux plexus — du nerveux et de l'épithélial — provient la couche compacte du tissu réticulaire. Sur les coupes transversales de la membrane muqueuse durcie, la structure primitive de cette couche s'efface complètement, faisant place à une granulation qui résulte du changement par les réactifs chimiques.

Après avoir formé le plexus sous-épithélial, les fibrilles nerveuses fines, gardant leur varicosité, s'engagent entre les cellules du

disque terminal. Quelques-unes d'entre elles se dirigent verticalement vers la périphérie, atteignent jusqu'à la surface du disque, où elles se terminent par des boutons distincts parmi les têtes des cellules cylindriques. Les boutons terminaux ne diffèrent en rien des nœuds ordinaires de la varicosité. Quelquefois, pourtant, ces boutons sont beaucoup plus grands et présentent une certaine différence de structure (*v. p. l.*) (fig. 24).

Les autres fibrilles, après un trajet plus ou moins contourné, se terminent dans les différentes couches de l'épithélium par des renflements en boutons ordinaires. Il est une chose absolument impossible d'indiquer la place où se terminent les fibrilles, qui ne gagnent pas la surface libre du disque ; pendant que les unes se terminent brusquement, immédiatement au-dessus du plexus sous-épithélial, les autres montent plus haut et atteignent la seconde et quelquefois même la première rangée des noyaux. Du reste, sur un disque frais — et la méthode d'Ehrlich ne permet pas d'en examiner d'autres — se présente encore une autre difficulté à la détermination de la position du bouton terminal ; c'est que ni les corps des cellules, ni leurs noyaux n'y sont point visibles. Cette même cause rend impossible la résolution de la question, si les boutons se trouvent entre les cellules ou bien s'ils reposent sur les cellules mêmes. Il faut cependant faire remarquer que l'espace intercellulaire ne dépasse que de peu le diamètre d'un bouton terminal, en vue de quoi on pourrait admettre comme vraisemblable la supposition que le bouton adhère aux surfaces des cellules qui l'entourent.

Les fibrilles, qui cheminent dans l'épithélium, donnent souvent des ramifications ; les branches latérales se terminent également par des boutons. Quelques-unes décrivent un arc, formant dans l'épithélium une anse de grandeur variable. Le sommet de l'arc d'une telle anse atteint quelquefois une hauteur considérable, pendant que sa terminaison se trouve beaucoup plus bas, souvent même immédiatement au-dessous du plexus sous-épithélial.

Hors les varicosités ordinaires, les fibrilles présentent quelquefois

des renflements, qui se distinguent par leurs dimensions extraordinaires. La figure 24 représente un renflement, qui remplace ici le bouton terminal typique. Le bouton terminal intensivement coloré est entouré d'une sorte de vésicule transparente, colorée faiblement. Nous avons rencontré ces renflements assez fréquemment. Serait-ce un produit pathologique, ou faut-il le placer au nombre des produits artificiels? C'est une question qu'on ne saurait résoudre définitivement [1].

Parfois plusieurs renflements, présentant du reste peu d'analogie avec ceux que nous venons de décrire, se font voir sur une même fibrille. La figure 25 nous présente trois renflements pareils. Ils se colorent plus ou moins intensivement. Au premier coup d'œil, on pourrait être amené à croire qu'on a là des noyaux de la gaine de Schwann. Mais une telle idée serait erronée : 1° parce que les noyaux de la gaine de Schwann ne se colorent pas par le bleu de méthylène, et 2° parce que les dimensions de ces renflements ne sont pas assez notables.

Il faut faire remarquer que Kölliker [2] donne la description des produits tout à fait analogues dans les fibres nerveuses de la queue des têtards. Le dessin de Kölliker (fig. 3, *A*, *a*) correspond complètement aux renflements que nous avons observés. « Hors ces renflements délicats, dit Kölliker (p. 2), à certaines places apparaissent des élargissements plus grands, qui, privés de noyaux, doivent faire partie de la fibre même. »

L'innervation du disque terminal présente une certaine analogie avec celle de la cornée. Les plexus sous-basal et sous-épithélial, les terminaisons libres des fibres nerveuses les plus grêles, disséminées entre les cellules de l'épithélium, existent dans les deux organes. Cette analogie ne se laisse tracer que jusqu'à un certain point;

[1] Les varicosités ordinaires doivent se trouver dans la fibre nerveuse à son état normal; du moins, les résultats identiques obtenus par l'application de la méthode d'or et de la méthode d'Ehrlich témoignent en faveur d'une telle opinion.

[2] A. Kölliker, *Histologische Studien an Batrachierlarven* (*Zeitschr. f. Wiss. Zool.*, 1885, Bd. XLIII).

l'épithélium du disque terminal est constitué par des éléments bien différenciés, ce qui n'est donc pas le cas dans l'épithélium de la cornée.

Cette description nous fait voir qu'entre les nerfs dans les disques terminaux et les cellules épithéliales, il n'y a pas de rapport de continuité; il n'y a qu'une réunion par simple contact, *per contiguitatem* et non *per continuitatem*.

La réunion du nerf et de la cellule se fait de deux manières : 1° les boutons terminaux s'appliquent sur les corps des cellules; 2° les prolongements des cellules adhèrent intimement aux fibres nerveuses, formant un plexus au-dessus de la membrane basale.

Nous avons fait remarquer plus haut que la disposition des fibres nerveuses dans les disques fait tomber l'hypothèse de Merkel concernant la signification des groupes de cellules à bâtonnet. Si, en réalité, les choses se passaient comme l'expose cet auteur, aux agglomérations des cellules à bâtonnet devraient correspondre des rassemblements locaux des fibres nerveuses, ce qui, comme nous le savons, n'est pas le cas.

Il est nécessaire d'essayer ici de résoudre la question : A quelles cellules épithéliales du disque terminal faudrait-il attribuer le rôle des cellules sensorielles ?

La cellule sensorielle est, comme on l'accepte généralement, une cellule épithéliale diversement modifiée, qui, 1° au point de vue physiologique, prend une part active dans la perception d'impressions, subissant l'influence des stimulants extérieurs, et, 2° au point de vue morphologique, se continue invisiblement avec la fibre nerveuse.

La cellule sensorielle du disque terminal ne peut évidemment répondre qu'à la première de ces deux conditions, la réunion avec la fibre nerveuse ne se faisant que *per contiguitatem*. Une telle opinion sur le rapport des nerfs avec la cellule sensorielle, qui est complètement contradictoire à la théorie généralement admise de la continuité du nerf avec le prolongement central, trouve une affirma-

tion dans les résultats des recherches de M. Mitrofanoff et en quelque sorte dans celles du professeur Retzius.

M. Mitrofanoff a constaté la présence des terminaisons nerveuses libres dans les organes latéraux à l'état de développement chez les têtards des Urodèles, dans les organes caliciformes des poissons et dans les disques terminaux des Anoures [1].

Le professeur Retzius [2], dans toute une série de beaux mémoires sur l'organe auditif, prouve que les fibres nerveuses se terminent sur les cellules auditives, les recouvrant, comme d'un réseau, par des fins fils nerveux. Ce savant incline à l'opinion que les cellules auditives se lient avec les nerfs *per contiguitatem*, par exemple chez le chat, le pigeon, le caïman, mais il ne résout encore la question définitivement.

Il faut mentionner aussi des recherches récentes de Dogiel [3] concernant les terminaisons libres dans la rétine (poissons, amphibiens, reptiles, oiseaux).

Ayant noté toutes ces remarques, il est temps de s'occuper de la question. Quelles sont les cellules du disque auxquelles on devrait attribuer les propriétés de cellules sensorielles (nous nous servons du terme « cellules sensorielles » dans la signification exposée plus haut) ?

La résolution de cette question n'est point une chose facile. Schwalbe caractérise les cellules sensorielles de la manière suivante : « Les appareils terminaux des nerfs (dans les organes des sens supérieurs) apparaissent toujours sous l'aspect de cellules épithéliales singulièrement allongées et étalées verticalement au substratum. A une certaine place, topographiquement variable, elles présentent un renflement en forme de fuseau, empli presque complètement par le

[1] P.-J. Mitrofanoff, *Sur les organes du sixième sens chez les Amphibiens.* — Ce mémoire ne contient qu'une courte remarque sur les résultats de recherches sur les disques terminaux et les organes caliciformes (*Bull. de l'Université de Varsovie*, 1888). (Texte russe).

[2] G. Retzius, *Das Gehörorgan der Wirbelthiere.*

[3] A. Dogiel, *Anatom. Anz.*, 1888, nos 4, 5, 11, 12.

noyau de la cellule. Le prolongement périphérique, qui se dégage de ce renflement et chemine vers la surface libre, est cylindrique ou bien conique. Le prolongement central se distingue par sa structure extrêmement délicate et par la propriété spéciale de produire, sous l'influence des réactifs (par exemple, l'acide chromique), des varicosités [1] ». Nous chercherions en vain dans le disque des formes épithéliales qui correspondraient complètement à un tel schéma d'une cellule sensorielle ; mais, toutefois, les cellules à fourche ont beaucoup de traits en commun avec la cellule sensorielle typique : la remarquable longueur et les varicosités des prolongements, le grand noyau entouré d'une très petite quantité de plasma ; puis, grâce à leurs prolongements centraux, longs et ramifiés, elles sont parfaitement aptes à s'entre-croiser avec les fibres nerveuses et à prendre part dans la formation du plexus sous-épithélial. Outre les cellules à fourche, les cellules à bâtonnet présentent aussi une grande analogie avec le groupe des cellules sensorielles : la forme cylindrique allongée et les longs prolongements centraux (fig. 14). Ce sont justement ces traits et, en plus, le fait important de la ressemblance des cellules à bâtonnet avec les ainsi nommées *Stäbchenzellen*, observées dans les organes de sens chez les mammifères, les poissons, les têtards, etc., qui ont induit Merkel à accepter les cellules à bâtonnet (respectivement *Stäbchenzellen*) pour des cellules sensorielles. Le point de départ de cette hypothèse a été l'idée que l'agglomération des cellules à bâtonnet, ainsi que les cellules séparées, correspondent complètement aux ainsi nommés bourgeons terminaux (*Endknospen*) chez les poissons, les têtards, etc.

Quant à notre avis à ce sujet, nous l'avons exprimé plus haut (p. 732). Évitant la répétition des causes qui nous font refuser l'hypothèse de Merkel, nous remarquerons seulement qu'en poursuivant

[1] Nous ne tirons de l'œuvre de Schwalbe que les passages qui traitent de la morphologie des cellules sensorielles. Quant au rapport des fibres nerveuses et de la cellule, cet auteur émet l'opinion que la continuité du nerf avec le prolongement central « est une chose très vraisemblable ».

le cours de nerfs dans les disques, on reçoit des preuves suffisantes contre cette assertion. La disposition des fibres nerveuses ne prouve nullement l'existence des parties indépendantes dans les disques, qui auraient la signification des bourgeons terminaux (p. 741). Nous arrivons donc à la conclusion que l'hypothèse de Merkel, concernant l'assignation aux cellules à bâtonnet, respectivement aux groupes des mêmes cellules, du rôle d'organes des sens, ne peut être admise. Tout au contraire, nous croyons que ce ne sont pas les groupes de cellules à bâtonnet, mais les disques terminaux, *in toto*, qu'on peut considérer comme des organes homologues des bourgeons terminaux. En faveur de cette opinion peuvent témoigner, jusqu'à un certain point, les faits de l'anatomie comparée, qui démontrent la proche parenté des disques avec les bourgeons terminaux. Les appareils nerveux, compris sous la désignation commune de « bourgeons terminaux », se trouvent chez les Poissons, les têtards, les Urodèles ; ils font place aux disques terminaux chez les Batraciens et apparaissent de nouveau chez les Reptiles et les Mammifères.

En partant de la supposition que les disques terminaux ne sont rien autres que les bourgeons terminaux modifiés, on peut, avec quelque vraisemblance, tracer l'histoire de leur développement phylogénétique. Chez les Sélaciens (*Pristiurus*, d'après Merkel), nous trouvons toute une série de bourgeons terminaux, placés les uns tout près des autres sur une papille commune. On peut donc supposer (avec Merkel) que, d'un tel groupe de bourgeons, après avoir passé toute une série de modifications graduelles, ait pu se former un disque terminal [1]. Il se peut bien que les causes, qui ont participé à faire naître l'agglomération des bourgeons terminaux, aient pu en même temps y produire de nouvelles formes épithéliales, mieux

[1] Une telle opinion est d'accord avec les résultats des recherches de Blaue, qui a trouvé dans la muqueuse olfactive des poissons des « bourgeons terminaux », qui, au point de vue de la phylogénèse, précèdent à la région olfactive uniforme des Vertébrés supérieurs. — J. Blaue, *Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen u. Amphibien* (*Arch. f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. Jhrg.*, 1884).

adaptées aux conditions extérieures, qui ont probablement de même subi une modification : deux types de cellules principaux, qui font partie des bourgeons terminaux, — les cellules à bâtonnet (*Stäbchenzellen*) et les cellules de soutènement (*Stützzellen*), — se sont transformés en toute une série de nouvelles formes épithéliales.

Ainsi, ayant en vue le développement phylogénétique des disques, ne pourrait-on pas admettre que les cellules à bâtonnet, qui remplissaient dans les bourgeons terminaux les fonctions des cellules sensorielles, furent dans le cours de l'évolution privées de ce rôle, le cédant aux cellules à fourche ? En poursuivant cette idée, ne pourrait-on pas admettre, plus loin, que les cellules à bâtonnet des disques terminaux auraient seulement la signification des rudiments des bourgeons terminaux et qu'on pourrait les considérer comme des organes rudimentaires ? Une réponse en affirmation à ces questions ne trouverait pas, à ce qui nous semble, des obstacles sérieux. Se reposant sur les données précédentes, nous arrivons à la conclusion que ce sont les cellules à fourche qui, selon toute vraisemblance, sont les cellules sensorielles du disque, c'est-à-dire qu'elles prennent une certaine part active dans la perception d'impressions sensorielles. Cette manière de voir nous paraît la plus vraisemblable. Cependant, nous ne voulons pas taire que cette conclusion est basée plutôt sur des suppositions que sur des faits positifs, et, comme telle, elle n'a certainement pas le prestige de précision exigé. Nous ne possédons pas, désormais, de données irréfutables qui supporteraient notre opinion sur la nature des cellules à bâtonnet des disques. Ce serait donc se permettre trop de liberté que de vouloir affirmer que les cellules à bâtonnet ne pourraient aucunement remplir les fonctions des cellules sensorielles.

D'après M. Arnstein [1], il n'y a dans les disques qu'une certaine partie des nerfs qui ont des terminaisons libres, correspondant aux

[1] C. Arnstein, *Die Methylenblaufärbung als histologische Methode* (*Anatomischer Anzeiger*, II Jhrg., n° 5).

terminaisons intra-épithéliales dans les papilles gustatives des mammifères décrites par Sertoli [1], Drasch [2] et Ranvier [3]. Les autres fibres nerveuses se continueraient avec les prolongements centraux des cellules sensorielles. L'opinion de M. Arnstein est fondée sur la base que, en appliquant la méthode d'Ehrlich, les cellules sensorielles du disque (respectivement « les cellules, qui présentent l'aspect caractéristique des cellules gustatives d'Axel Key ») se colorent de même que les fibres nerveuses, et puis qu'on parvient quelquefois à voir l'union de la cellule colorée avec la fibre nerveuse, colorée de même.

L'application du bleu de méthylène, par injection dans les veines de la grenouille et plus souvent encore par infusion, permet de voir quelquefois quelques cellules colorées séparées. Comme nous l'avons fait remarquer plus haut, les cellules à ailes, ainsi que les cellules à bâtonnet, peuvent absorber le bleu [4]. Nous avons observé maintes fois des cellules à bâtonnet parfaitement colorées ; mais, malgré toutes les précautions, nous ne sommes parvenu à voir aucune continuité de la fibre nerveuse avec la cellule colorée, de sorte que nos observations se trouvent en contradiction directe avec celles de M. Arnstein.

Il faut faire remarquer que, en étudiant les rapports de la cellule et du nerf à l'aide de la méthode d'Ehrlich, on reçoit des fois des images trompeuses, qui peuvent très facilement induire en erreur. Nous avons, par exemple, vu plusieurs fois des cellules à longs prolongements filamenteux, qui faisaient l'effet des fils nerveux. L'ap-

[1] Sertoli, *Beiträge zur Kentniss der Endigungen des Geschmacksnerven* (*Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre*, Bd. XI, 1876).

[2] Drasch, *Histolog. u. Physiolog. Untersuchungen über d. Geschmacksorg* (*Sitzungberichte d. k. Akad. Wien*, III Abth., Bd. LXXXVIII, 1883).

[3] L. Ranvier, *Traité technique d'histologie*.

[4] Ceci s'applique aussi aux cellules caliciformes du bord et de la surface inférieure de la langue, de même qu'aux cellules spéciales de formes très variables (probablement des cellules migratrices). Les cellules plasmatiques (*Plasmazellen*) qui accompagnent les grands troncs nerveux se colorent en violet rosâtre.

plication des grossissements plus forts permettait presque toujours de constater que le prolongement coloré ne se continue point avec le nerf, mais qu'il passe tout à côté de lui, qu'il est plus large que le nerf, et enfin qu'il ne se colore pas d'une manière égale (le plus souvent c'est seulement la granulation du prolongement qui devient bleue). La situation changeante des noyaux de telles cellules, l'irrégularité et la variété de la forme du corps cellulaire, ce sont là des données qui permettent de supposer que ces cellules n'appartiennent pas au disque normal, qu'elles sont probablement des cellules migratrices [1].

Encore une remarque. M. Arnstein dit : « Des fois, les cellules ne se colorent point et des fois, de nouveau, on aperçoit entre les cellules épithéliales non colorées des produits bleu foncé, respectivement brun noir (sous l'action de l'iode), qui présentent quelquefois l'aspect caractéristique des cellules gustatives d'Axel Key, d'autres fois d'une bouteille ou bien d'une ampoule... Dans les produits de forme d'une ampoule, il n'y a qu'un prolongement qui se colore, le central ou bien le périphérique. Dans ce dernier cas, le prolongement central peut passer dans une fibre nerveuse, qui fait l'effet de se terminer par un renflement en forme de massue (*keulenförmige Verdickung*). » En face de cette observation, se présente la question : les renflements en forme de massue de M. Arnstein ne correspondent-ils pas aux élargissements terminaux des fibres nerveuses, dont nous avons donné la description plus haut ? Nous avons observé de tels élargissements non seulement au fond de l'épithélium, mais même tout au-dessous de la surface du disque, ce qui prouve qu'ils ne pourraient aucunement faire partie des cellules sensorielles incomplètement colorées [2].

[1] Ces images trompeuses apparaissent le plus souvent sur des préparations faites d'un disque qui se trouve à un faible état inflammatoire. Il faut remarquer que les papilles fungiformes patologiquement changées ne sont pas un phénomène rare chez les grenouilles gardées dans les laboratoires.

[2] Chez la Rainette (Hyla arborea), l'élargissement terminal se trouvait une fois au même niveau que les sommets des cellules cylindriques.

Pour la majorité des auteurs, les disques terminaux sont des organes de goût (Billroth, Key, Engelmann). Merkel les considère, de même que les bourgeons terminaux, pour des organes de tact. Krause n'admet pas la supposition que les disques terminaux puissent remplir les fonctions des appareils gustatifs, vu que les grenouilles se nourrissent principalement d'insectes couverts d'une épaisse enveloppe chitineuse ; dans ces conditions, l'organe de goût ne serait pour l'animal d'aucune valeur. Il n'est pas possible de ne pas approuver la manière de voir de Krause ; ainsi selon toute vraisemblance, les disques terminaux fonctionnent comme des appareils sensoriaux adaptés à la perception des excitations mécaniques.

Qu'il me soit permis, en terminant, d'exprimer à mon vénérable maître, M. le professeur Hoyer, ma profonde gratitude pour les conseils précieux qu'il a bien voulu me donner, ainsi que pour l'intérêt bienveillant qu'il a porté à mon travail.

Je prie aussi M. le docteur Waclaw Mayzel de vouloir bien agréer l'expression de ma reconnaissance pour la bienveillance avec laquelle il m'offrait son aide dans le cours de mes travaux au laboratoire histologique.

EXPLICATION DES PLANCHES XXXIII ET XXXIV.

Les dessins ont été exécutés à l'aide d'une chambre claire d'Abbé.

Fig. 1. Cellule cylindrique (bichromate de potassium, 0,4 pour 100 + 1 pour 100 d'hydrate de chloral). *Zeiss. Homog. Imm.* 1/18. Oc. 2.

2. Cellule à ailes. *Zeiss. Apochr.*, 4 millimètres. Oc. 12. Bichromate de potassium + hydrate de chloral (proportions vues ci-dessus).

3. Cellule à ailes. *Zeiss. Homog. Imm.*, 1/18. Oc. 2. Bichromate de potassium + hydrate de chloral (proportions vues ci-dessus).

4 et 5. Cellules à ailes. *Zeiss Apochr.*, 4 millimètres. Oc. 12. Bichromate de potassium + hydrate de chloral (proportions vues ci-dessus).

6. Cellule cylindrique et cellule à ailes. *Zeiss. DD.* Oc. 4. Bichromate de potassium + hydrate de chloral (proportions vues ci-dessus).

7. Cellule à fourche. *a*, le prolongement central pourvu de varicosités. *Zeiss. Homog. Imm.* 1/18. Oc. 2. Chlorure de sodium, 10 pour 100.

8. Cellule à fourche. *Zeiss. Apochr.*, 4 millimètres. Oc. 12. Bichromate de potassium + hydrate de chloral (proportions vues ci-dessus).

9. Cellule à fourche. *Zeiss. Homog. Imm.* 1/18. Oc. 2. Chlorure de sodium, 10 pour 100.

10. Un groupe contenant deux cellules cylindriques, une cellule à ailes et une cellule à fourche, *a*. *Zeiss. Apochr.*, 4 millimètres. Oc. 12. Bichromate de potassium, 0,4 pour 100.

11 et 12. Cellules à bâtonnet. *Zeiss. Apochr.*, 4 millimètres. Oc. 12. Bichromate de potassium + hydrate de chloral (proportions vues ci-dessus).

13. Cellule à bâtonnet. *a*, substratum. *Zeiss. Imm.* 1/18. Oc. 2. Bichromate de potassium + hydrate de chloral (proportions vues ci-dessus).

14. Cellule à bâtonnet. *a*, le prolongement central ramifié. Bichromate de potassium + hydrate de chloral. *Zeiss. Imm.* 1/18. Oc. 2.

15 et 16. Cellule à bâtonnet. *Zeiss. Imm.* 1/18. Oc. 2. Solution aqueuse saturée de vert de méthyle.

17. Cellule à bâtonnet. *Zeiss. Apochr.*, 4 milimètres. Oc. 12. Bichromate de potassium + hydrate de chloral (proportions vues ci-dessus).

18. Dessin schématique. *a*, cellule cylindrique; *b*, à ailes; *c*, cellule à fourche; *d*, à bâtonnet; *e*, le plexus, formé par les prolongements centraux; *f*, membrane basale.

19. Coupe transversale d'une papille fungiforme. Bichlorure de mercure, 5 pour 100, alcool, paraffine, carmin à l'alun avec acide acétique et bleu d'aniline. *Zeiss. Apochr.*, 4 millimètres. Oc. 4.

20. Partie d'une coupe transversale d'une papille fungiforme. Liquide de Flemming, alcool, paraffine, vert de méthyle, jaune-métanil (*Metanilgelb*). *a*, cellule à bâtonnet; *b*, couche granuleuse sous-épithéliale; *c*, membrane basale; *d*, substratum du disque. *Zeiss. Apochr.*, 4 millimètres. Oc. 8.

Fig. 21. Partie d'une coupe d'une papille fungiforme. Liquide de Carnoy, alcool, paraffine, dahlia. *a*, lignes brillantes parmi les corps des cellules cylindriques; *b*, excavation à fond d'une coloration intense. *Zeiss. Apochr.*, 4 millimètres. Oc. 12.

22. Partie d'une coupe transversale d'une papille fungiforme. Liquide de Flemming, alcool, paraffine, vert de méthyle, safranine et jaune-métanil (*Metanilgelb*). *a*, noyaux des cellules cylindriques ; *b*, noyau d'une cellule à bâtonnet avec une figure karyokinétique ; *c*, couche granuleuse sous-épithéliale ; *d*, membrane basale. *Zeiss. Imm.* 1/18. Oc. 2.

23. Disque terminal avec des fibres nerveuses colorées par la méthode d'Ehrlich. *a*, renflement local d'une fibre ; *b*. plexus sous-épithélial ; *c*, plexus sous-basal. *Zeiss. Apochr.*, 4 millimètres. Oc. 4.

24. Renflement terminal. Coloration par le bleu de méthylène. *Zeiss Imm.* 1/18. Oc. 2.

25. Partie du plexus sous-basal. *a*, renflements. Bleu de méthylène. *Zeiss. Imm.* 1/18. Oc. 2.

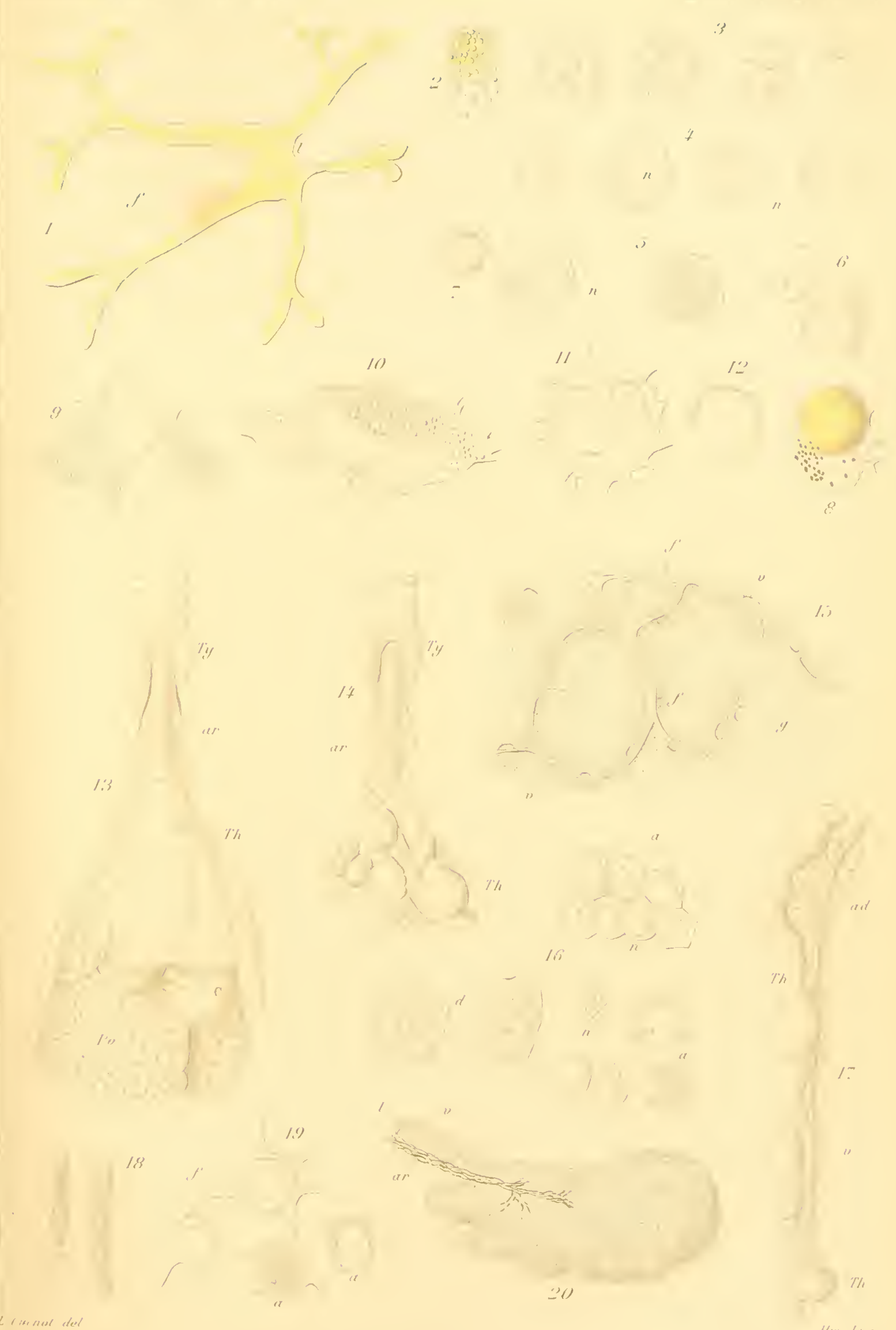
TABLE ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

2e SÉRIE. TOME VII

TABLE DES PLANCHES

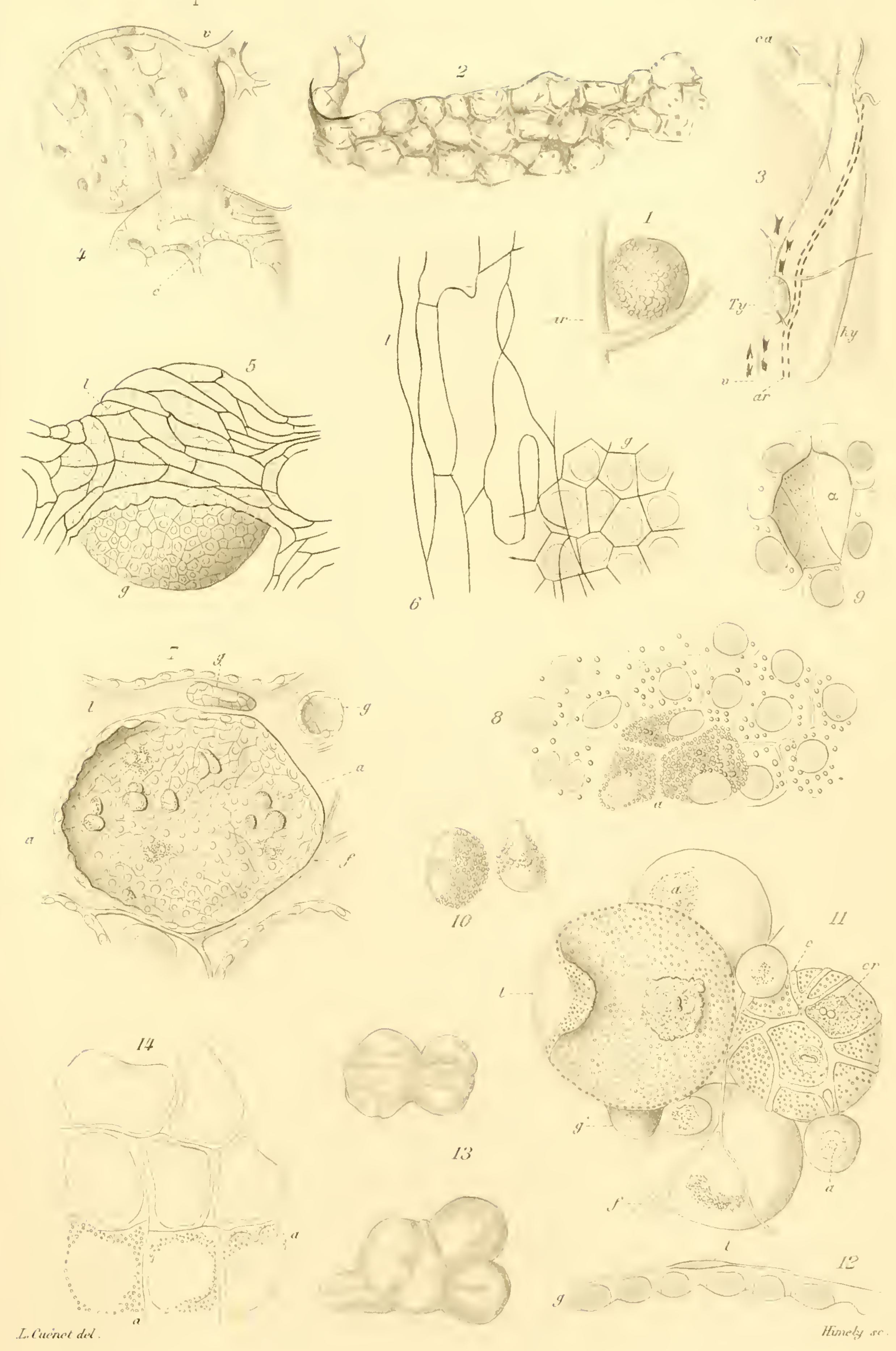
2e SÉRIE. TOME VII

PARIS. — TYPOGRAPHIE A. HENNUYER, RUE DARCET, 7.



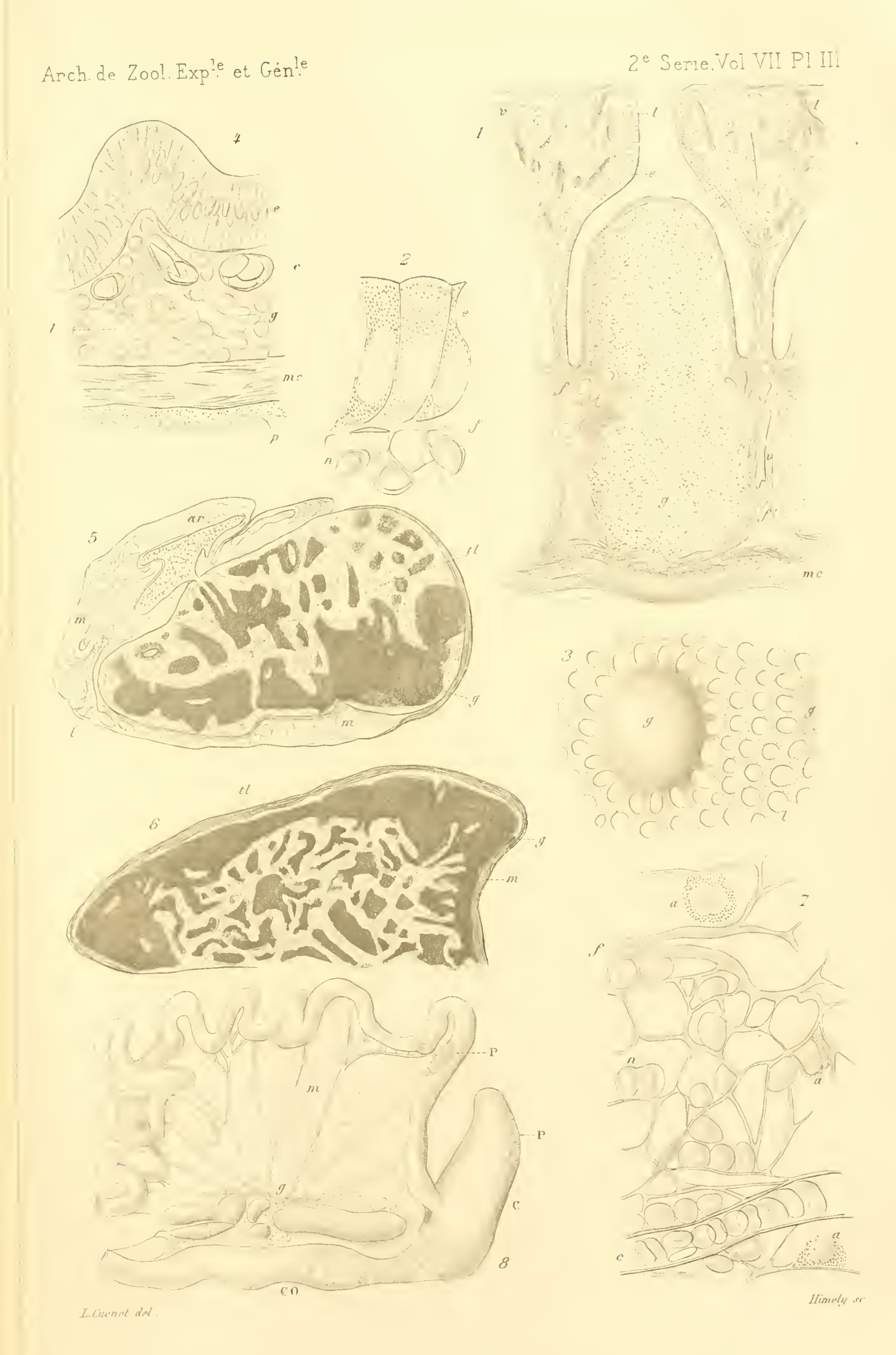
Cuenot del.

Humely sc.

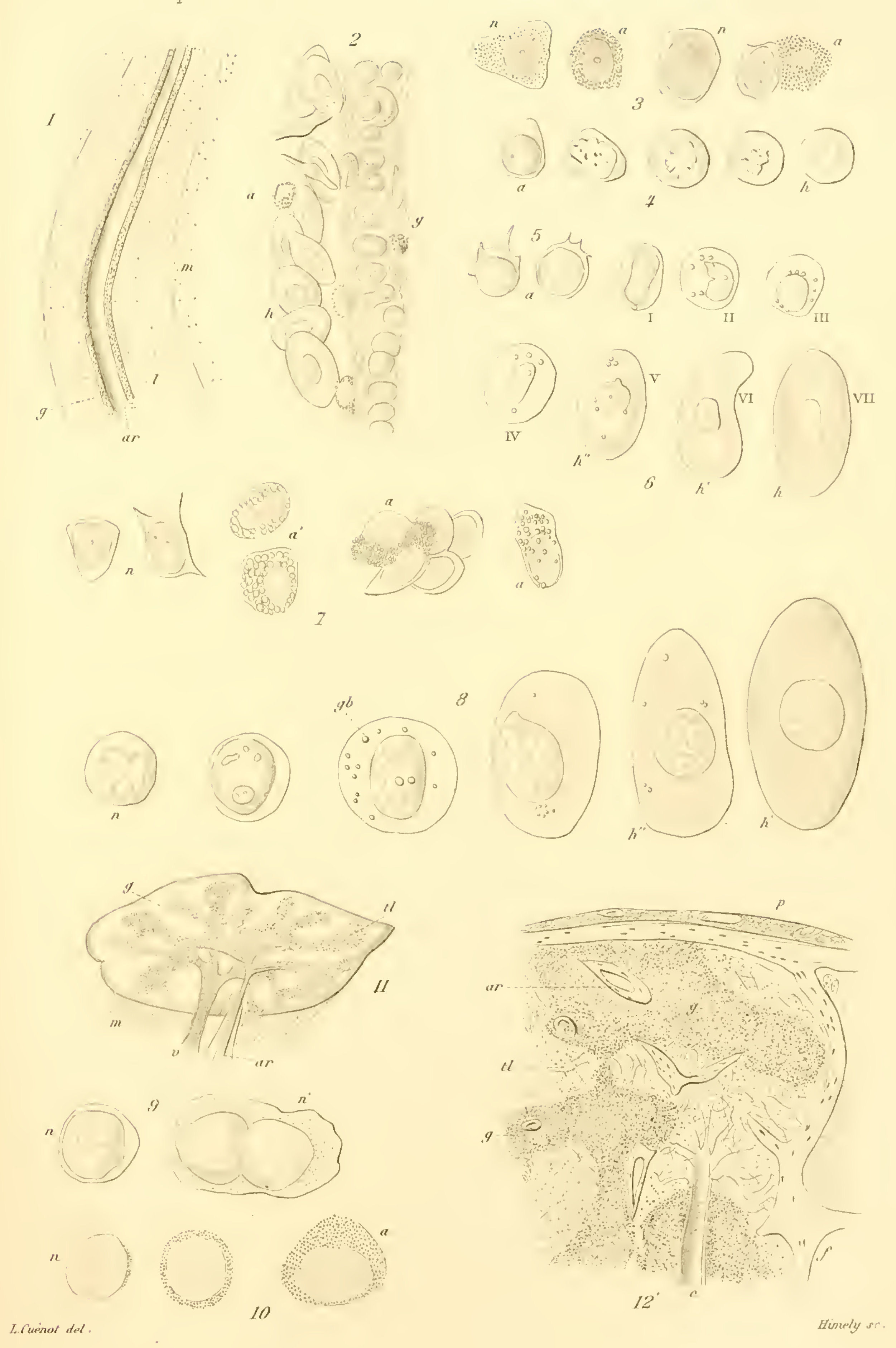


L. Cuénot del. Hinely sc.

CORPS THYROÏDE



FOLLICULES CLOS. GANGLIONS LYMPHATIQUES.



L. Cuénot del.

Hinely sc.

DÉVELOPt DES HÉMATIES, RATE.

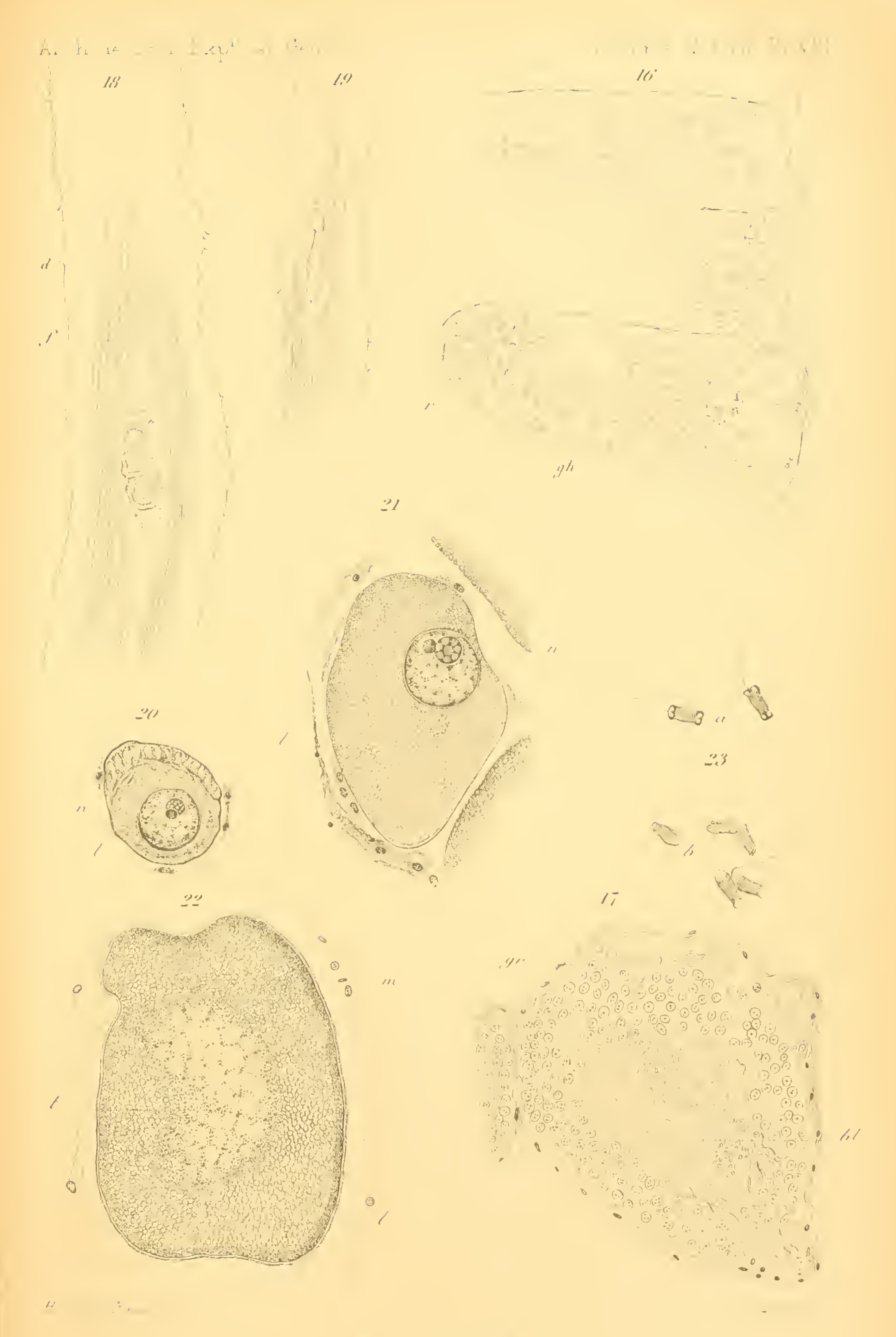

V
1
em
bm
bm
lg
ep
ld
d
4
c
fl
3
m
n
e
2
mc
ml'
ml
sp
mtr
fl
m
b
ap
b
fl
st
cm
D

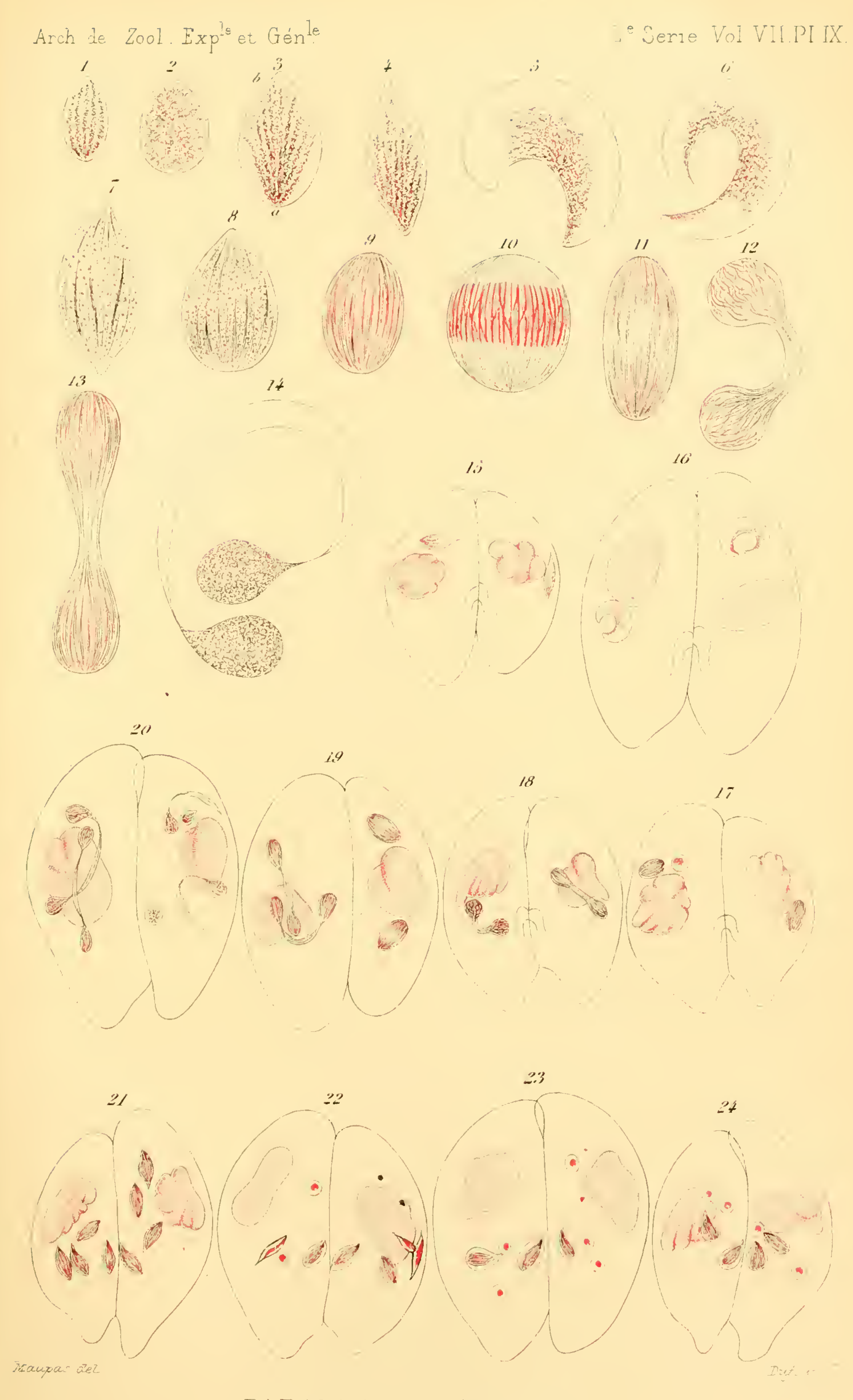

5
mtr
ml
mc
ep
6
gp
gm
9
ep
m
ep
epi
7
gp
gmb
gm
8
epi
m
bm
ep
e



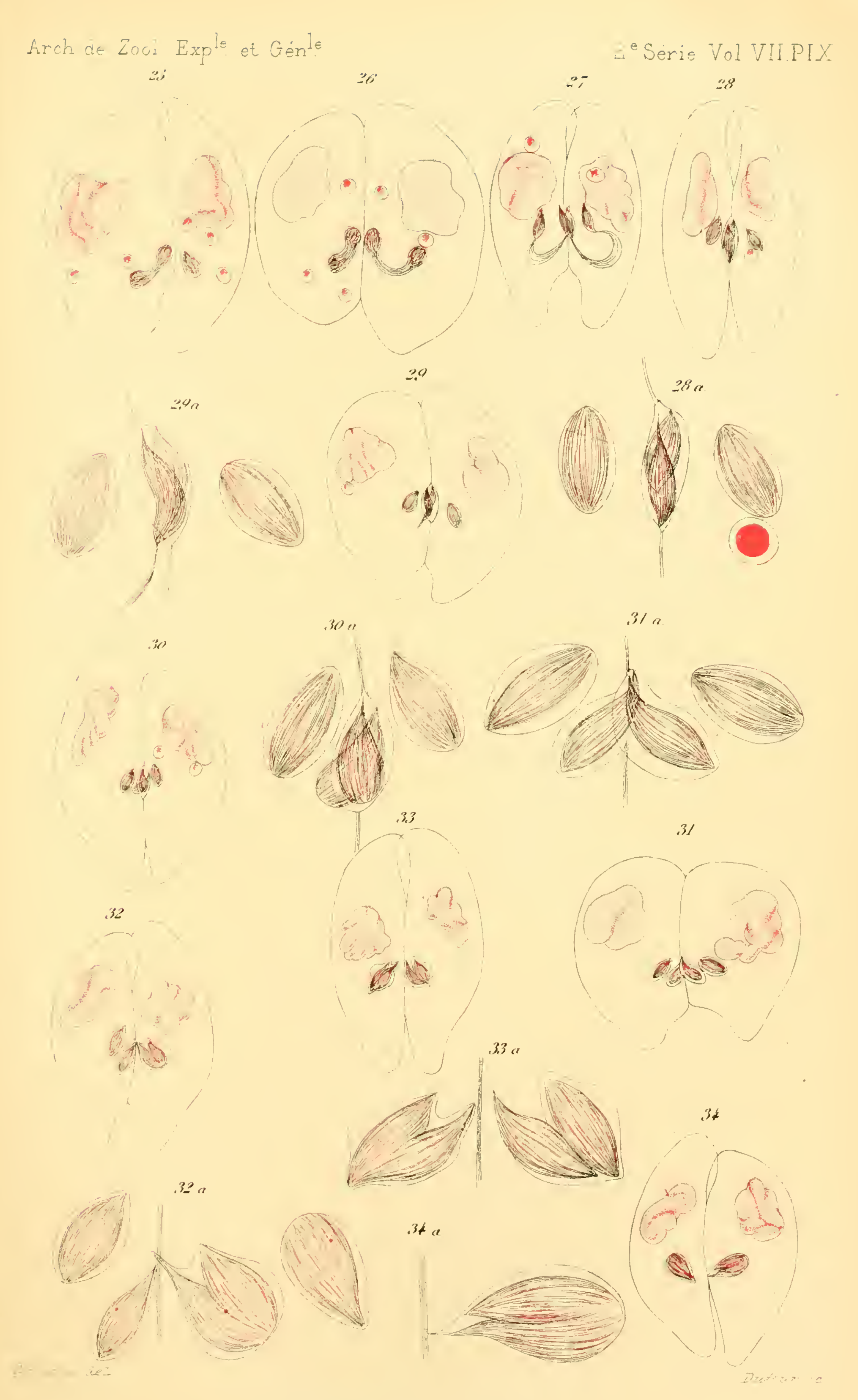
DENTALE

Reinwald Editeur

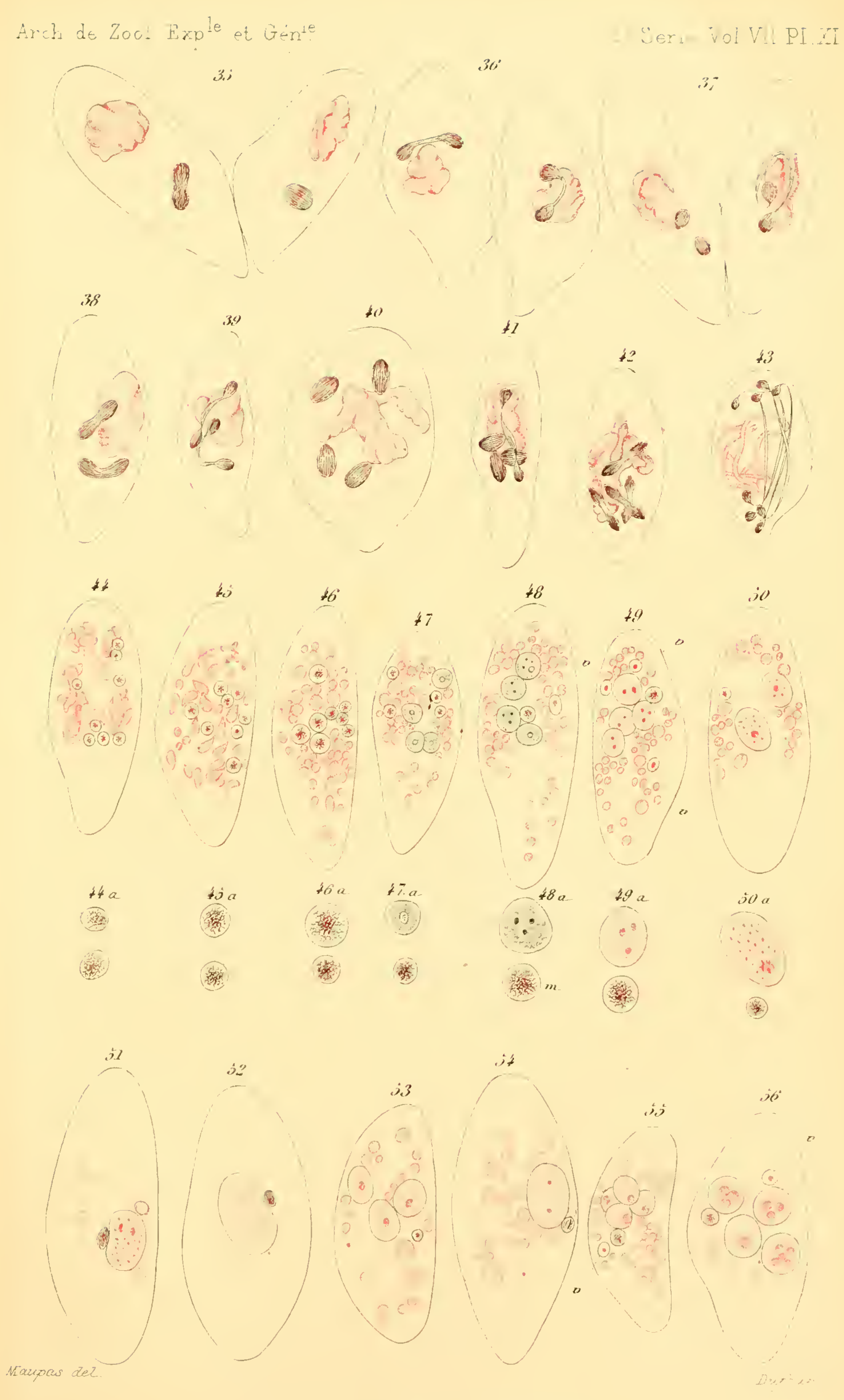

18
19
16
21
20
22
23
17



PARAMECIUM CAUDATUM



PARAMECIUM CAUDATUM



PARAMECIUM CAUDATUM



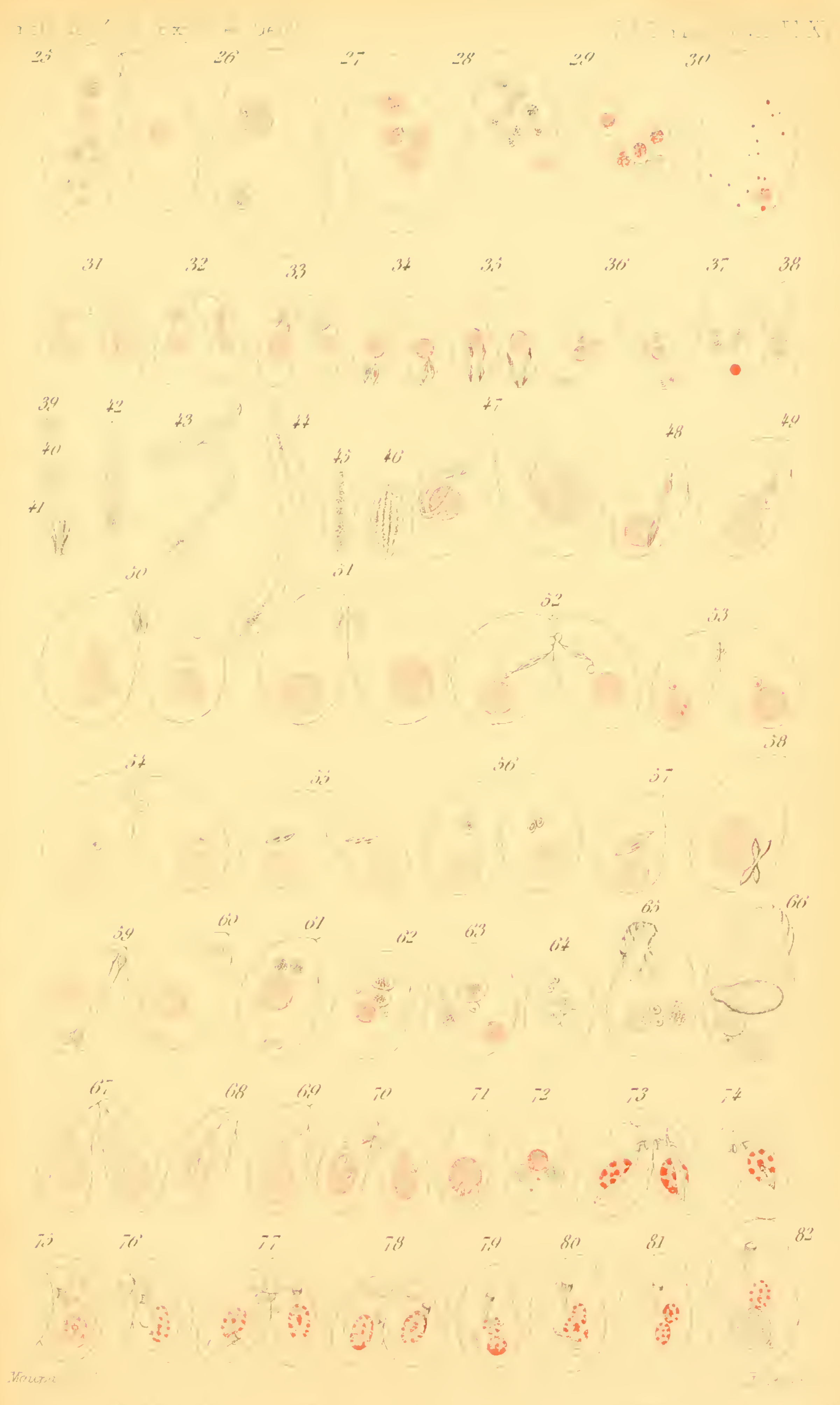
PARAMECIUM AURELIA



PARAMECIUM AURELIA

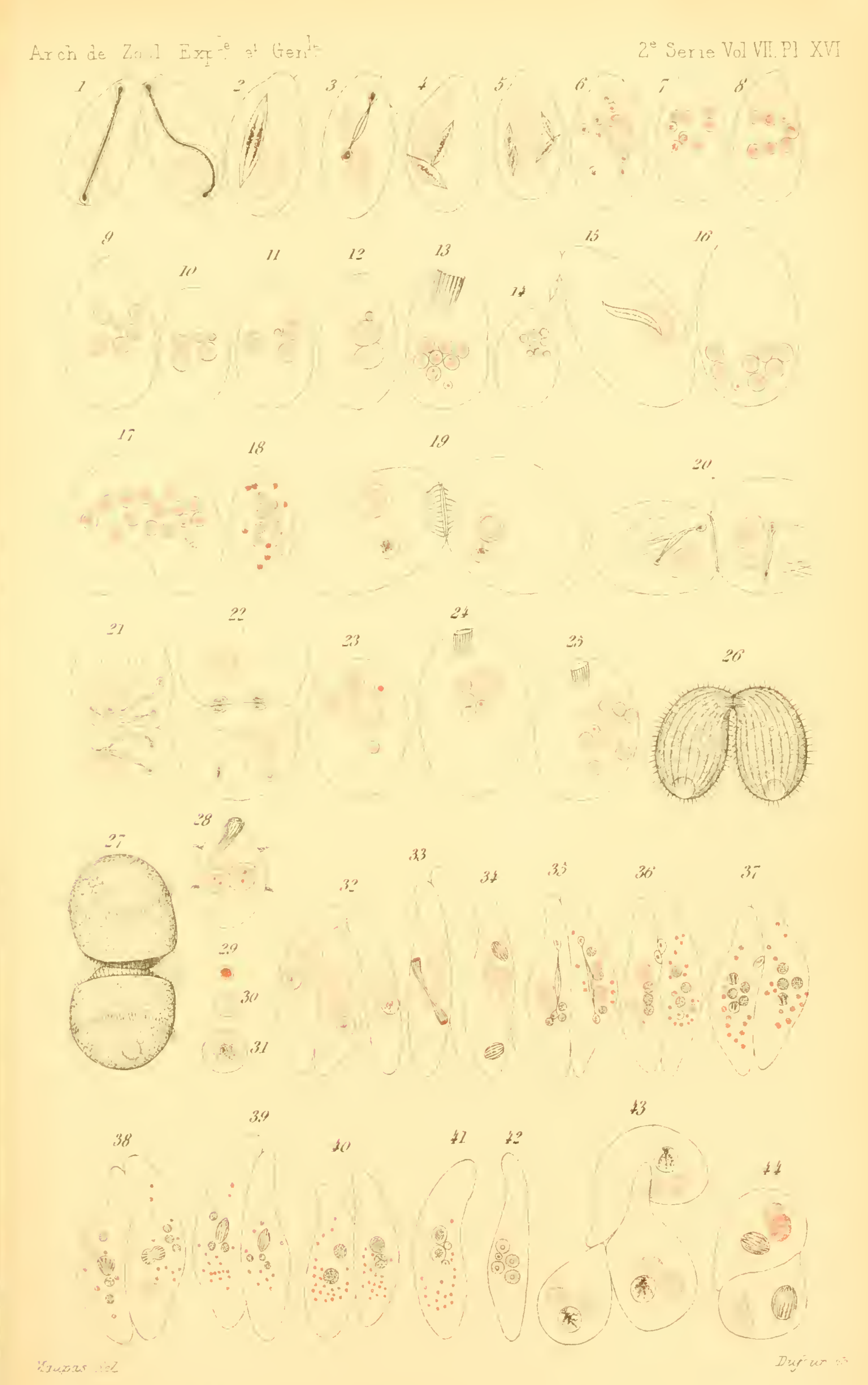


PARAMECIUM BURSARIA — COLPIDIUM



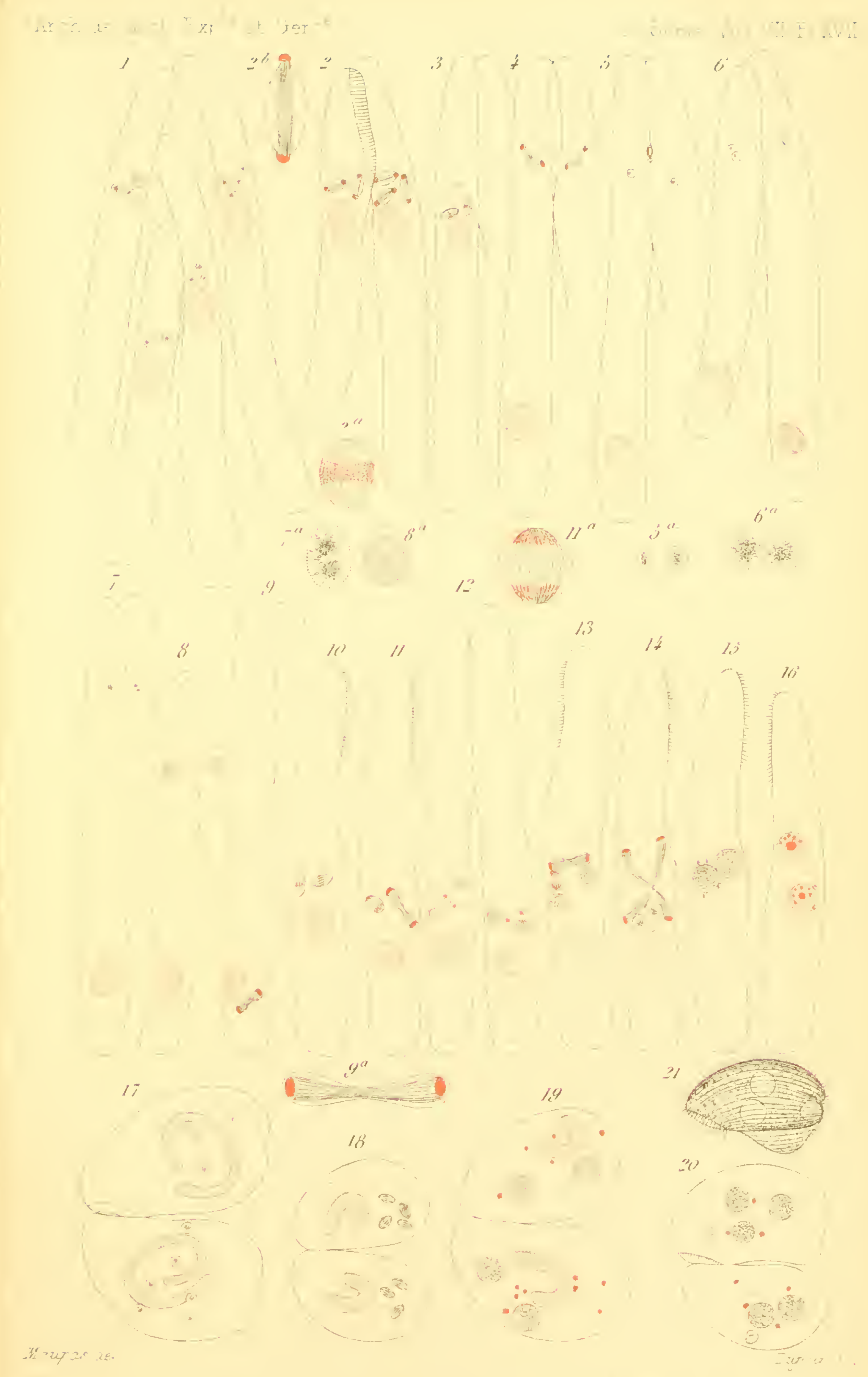
31–38 COLPIDIUM TRUNCATUM. 39–66 LEUCOPHRYS PATULA.
67–74 GLAUCOMA SCINTILLANS. 75–82 CHILODON UNCINATUS.



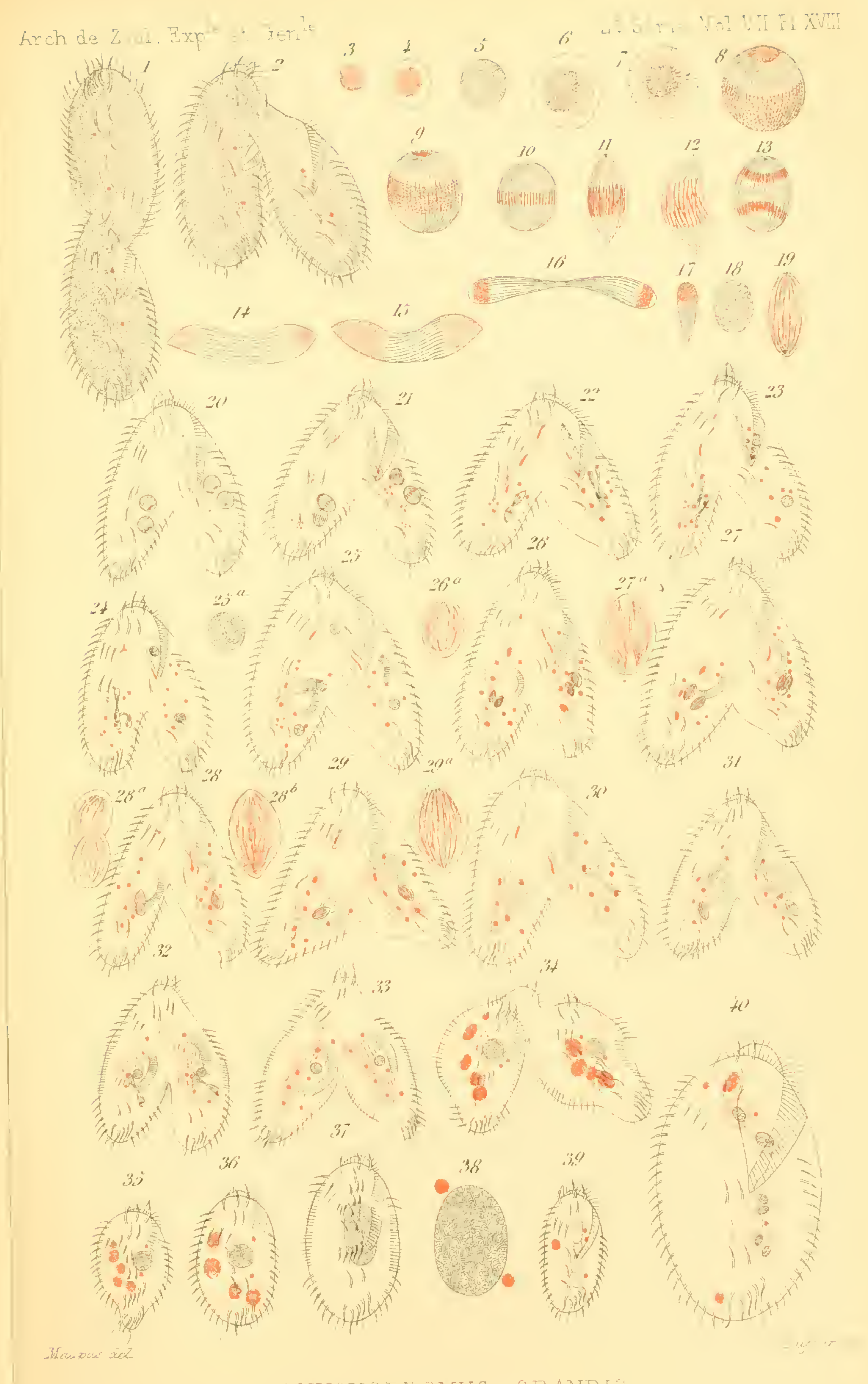


Maupas del. Dufour sc.

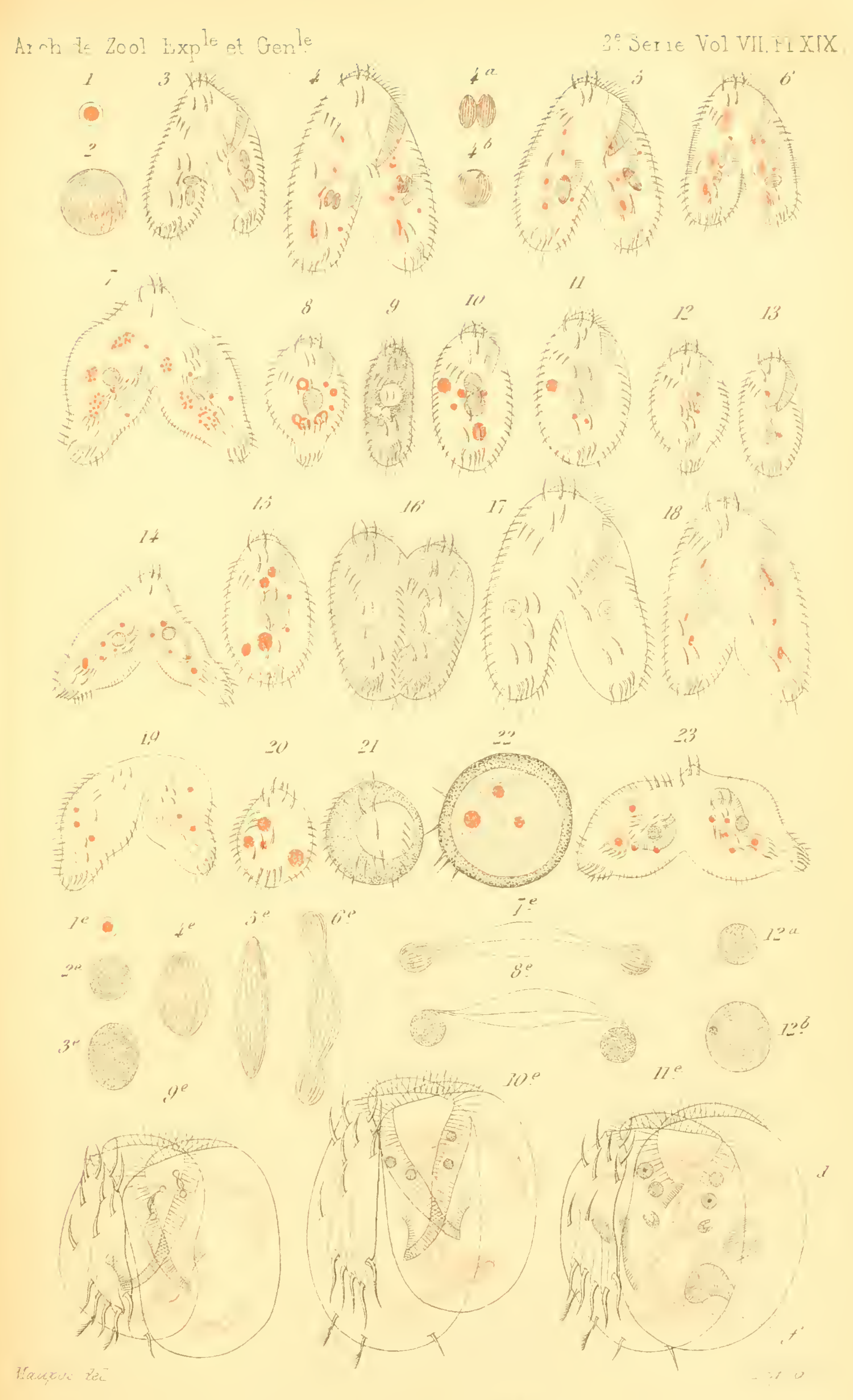
1–12. CRYPTOCHILUM NIGRICANS. 19–25. PRORODON TERES.
29–44. LOXOPHYLLUM FASCIOLA ET L. OBTUSUM.



1-16. SPIROSTOMUM TERES. 17-21 CLIMACOSTOMUM VIRENS.



Arch de Zool. Expᵗᵉ et Genˡᵉ
2e Série Vol VII Pl XVIII
Maupas del.
ONYCHODROMUS GRANDIS

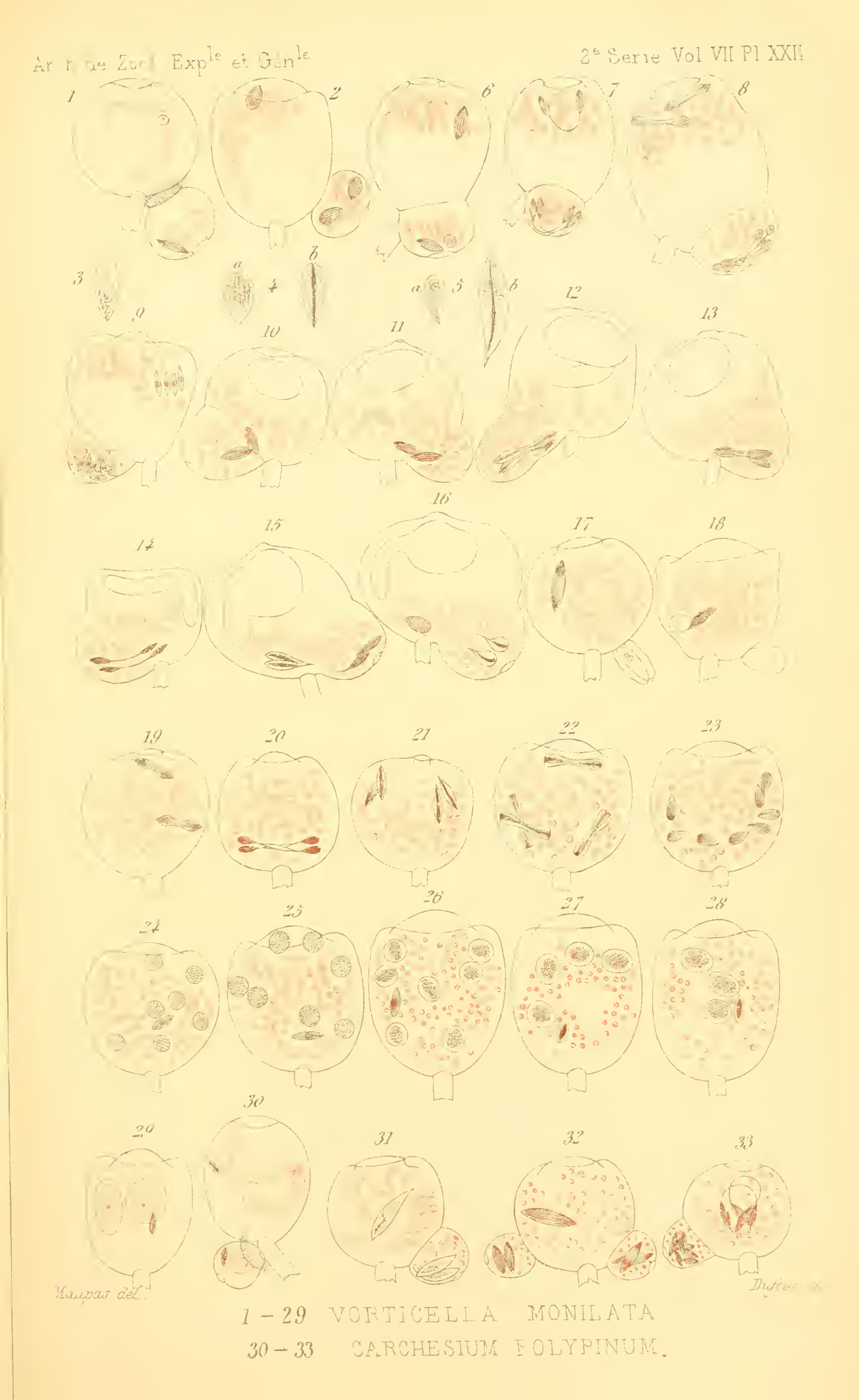


1 – 22. STYLONICHIA PUSTULATA
1e-11e EUPLOTES PATELLA



Maupas del.

25-38. EUPLOTES PATELLA. 39-48. E. CHARON.



1 – 29 VORTICELLA MONILATA

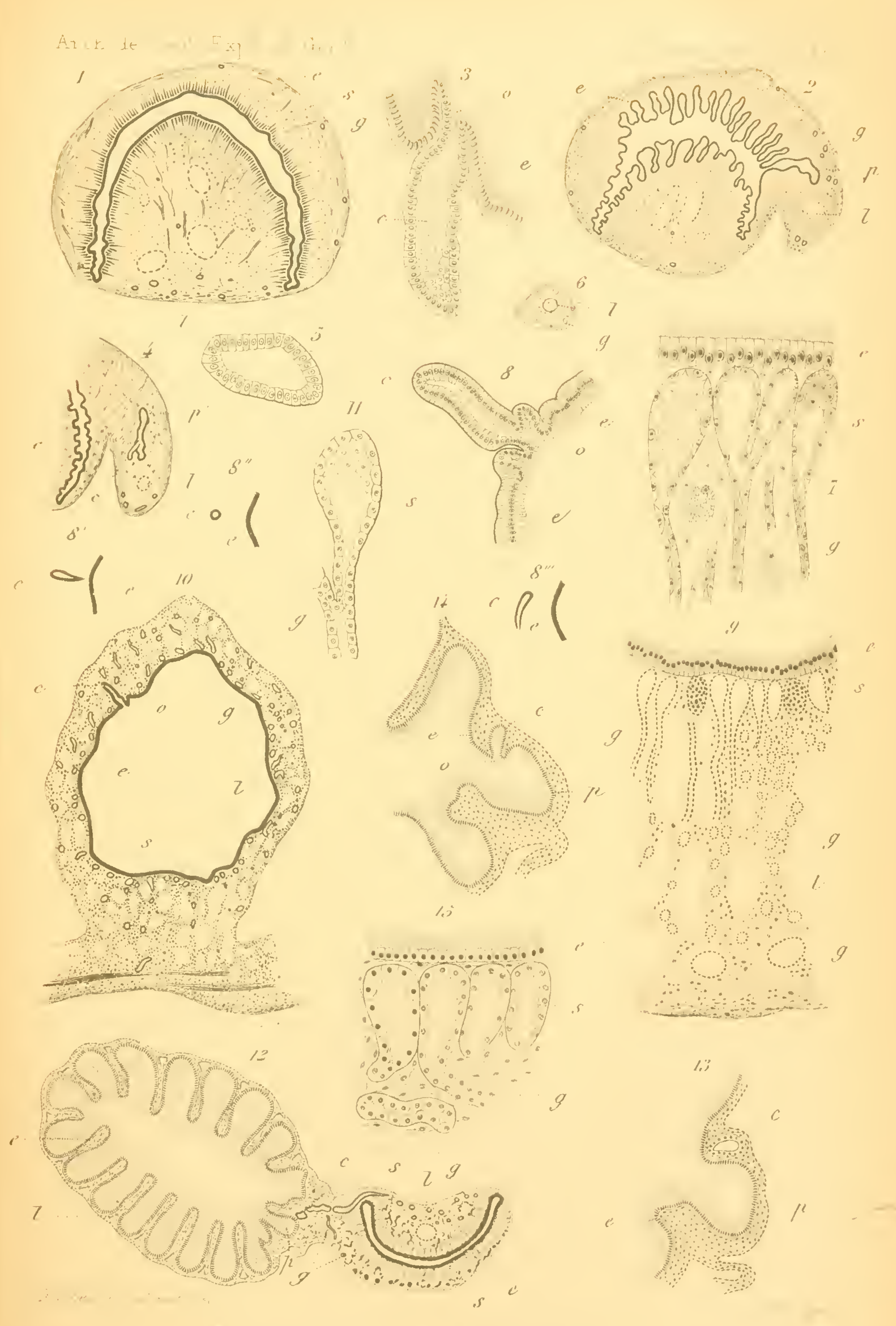
30 – 33 CARCHESIUM POLYPINUM.



Maupas del.

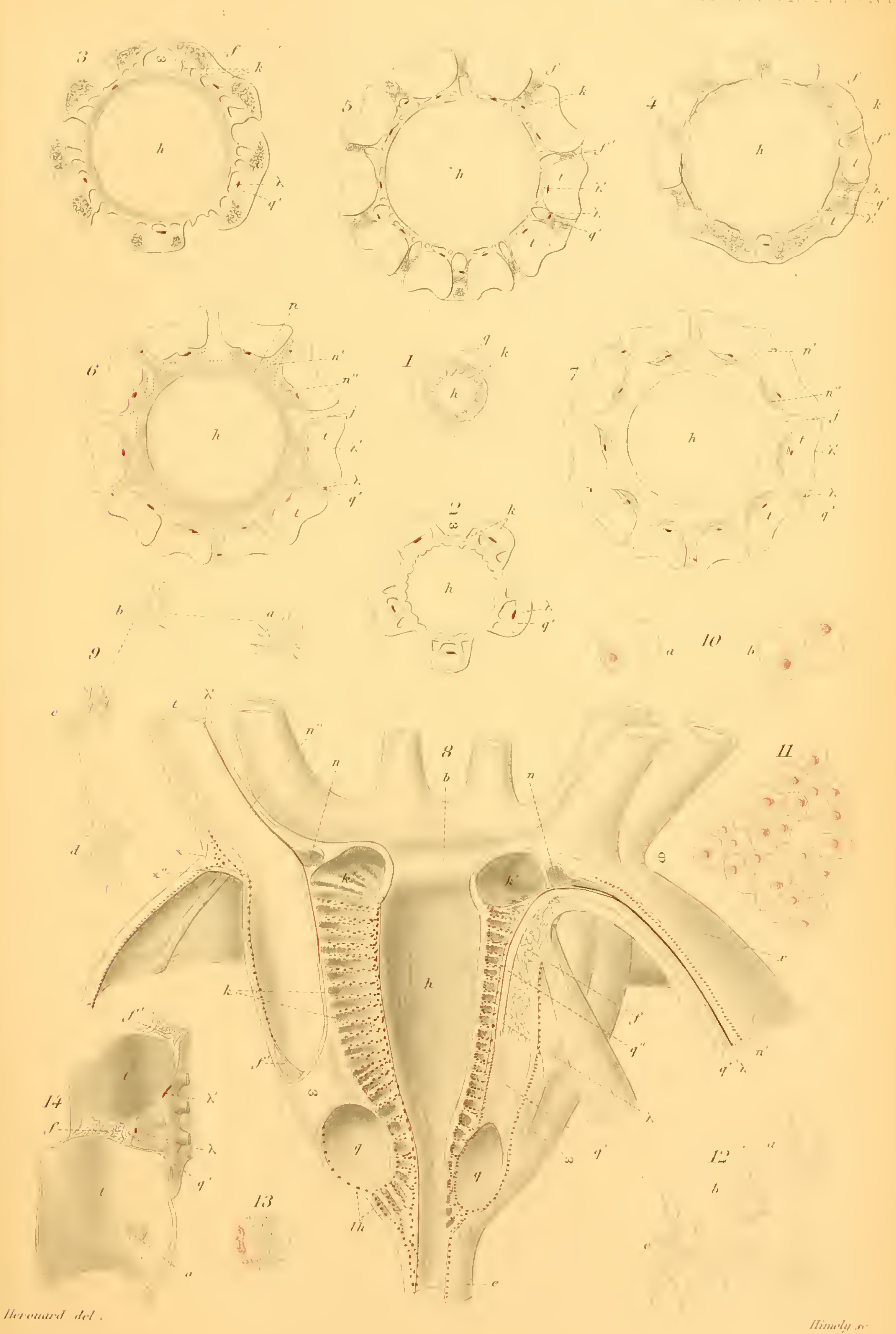
34 – 39. CARCHESIUM POLYPINUM

40 – 59. VORTICELLA NEBULIFERA.





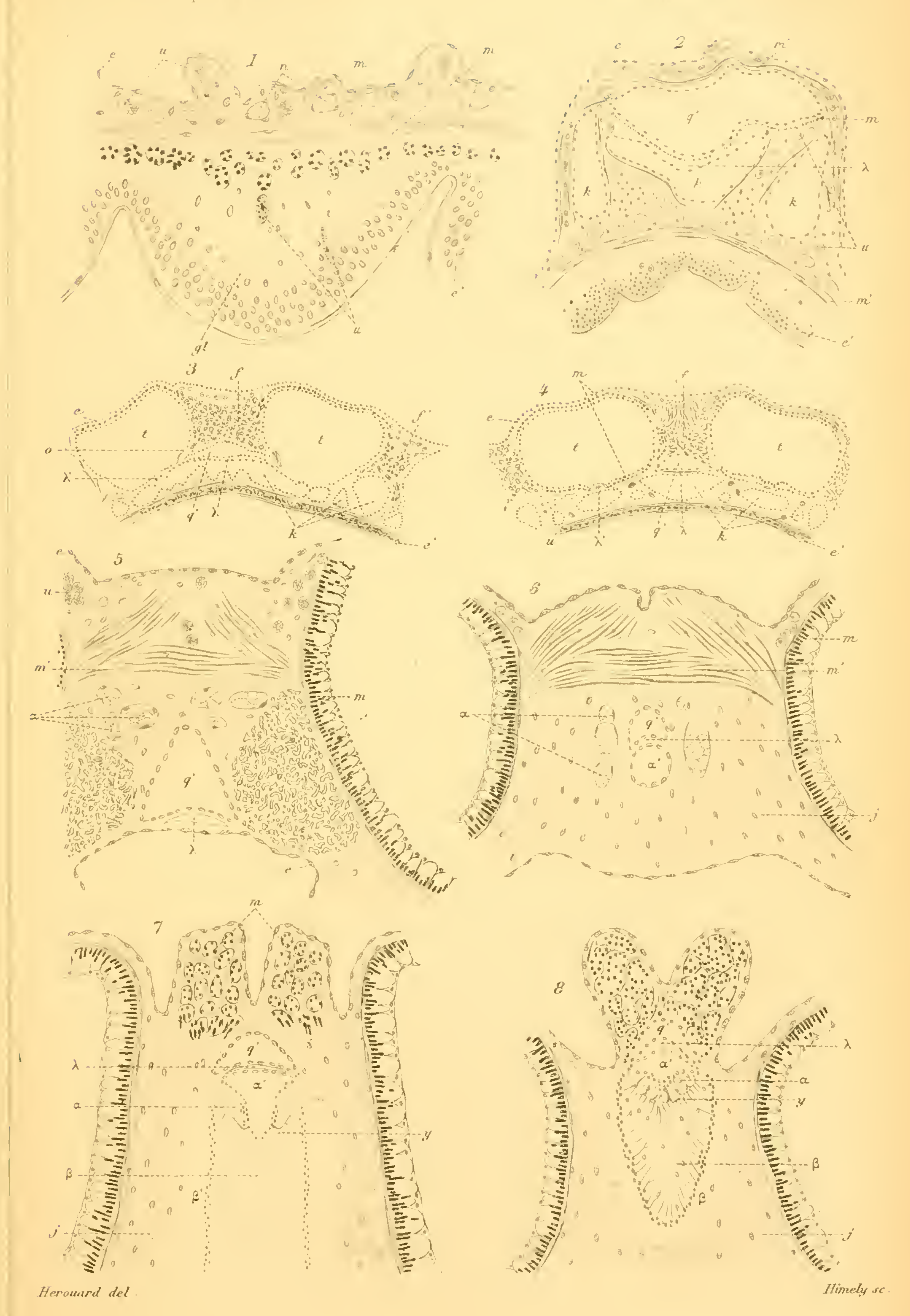
CUCUMARIA PLANCI



Herouard del.

Hinely sc.

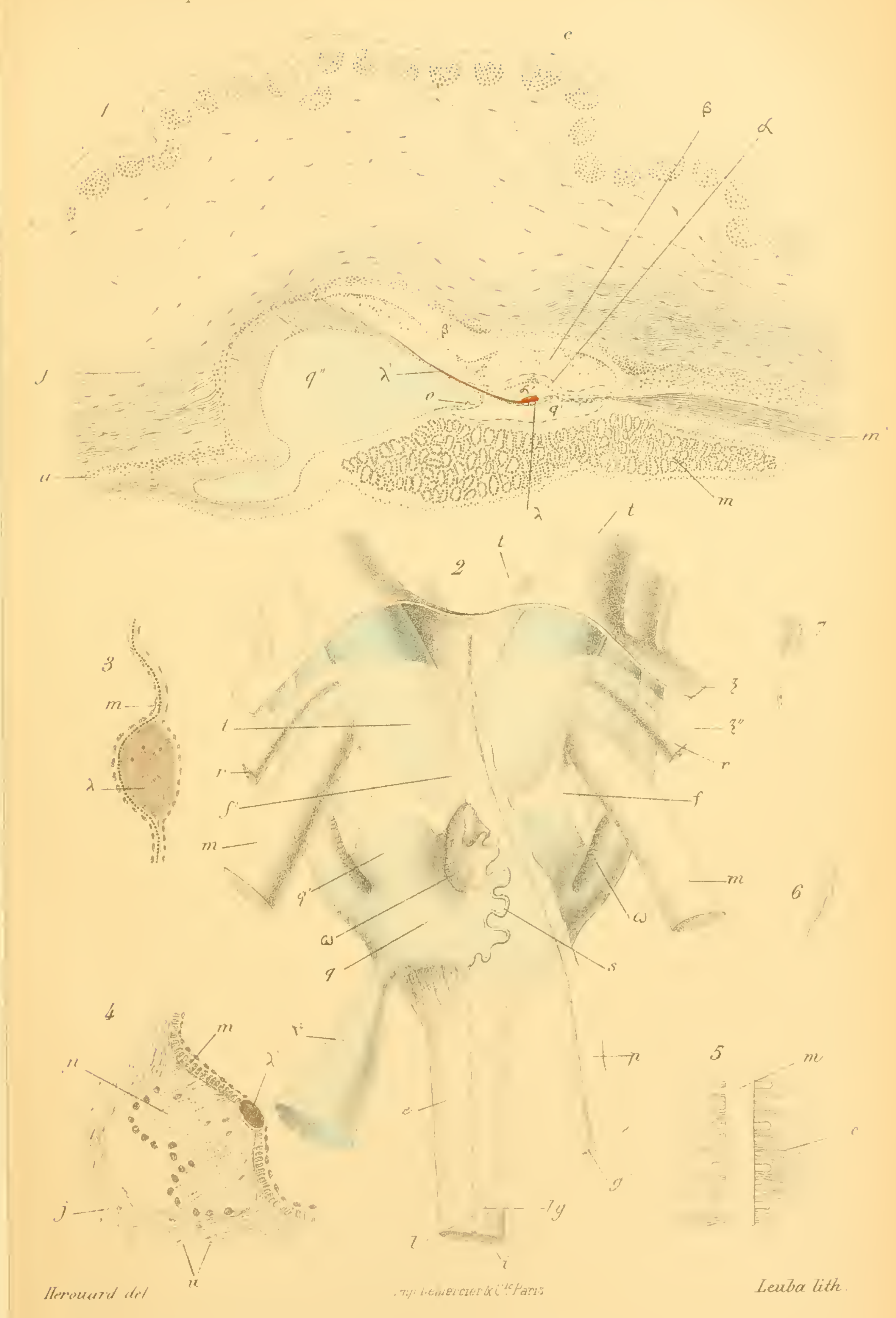
C PLANCI



Herouard del.

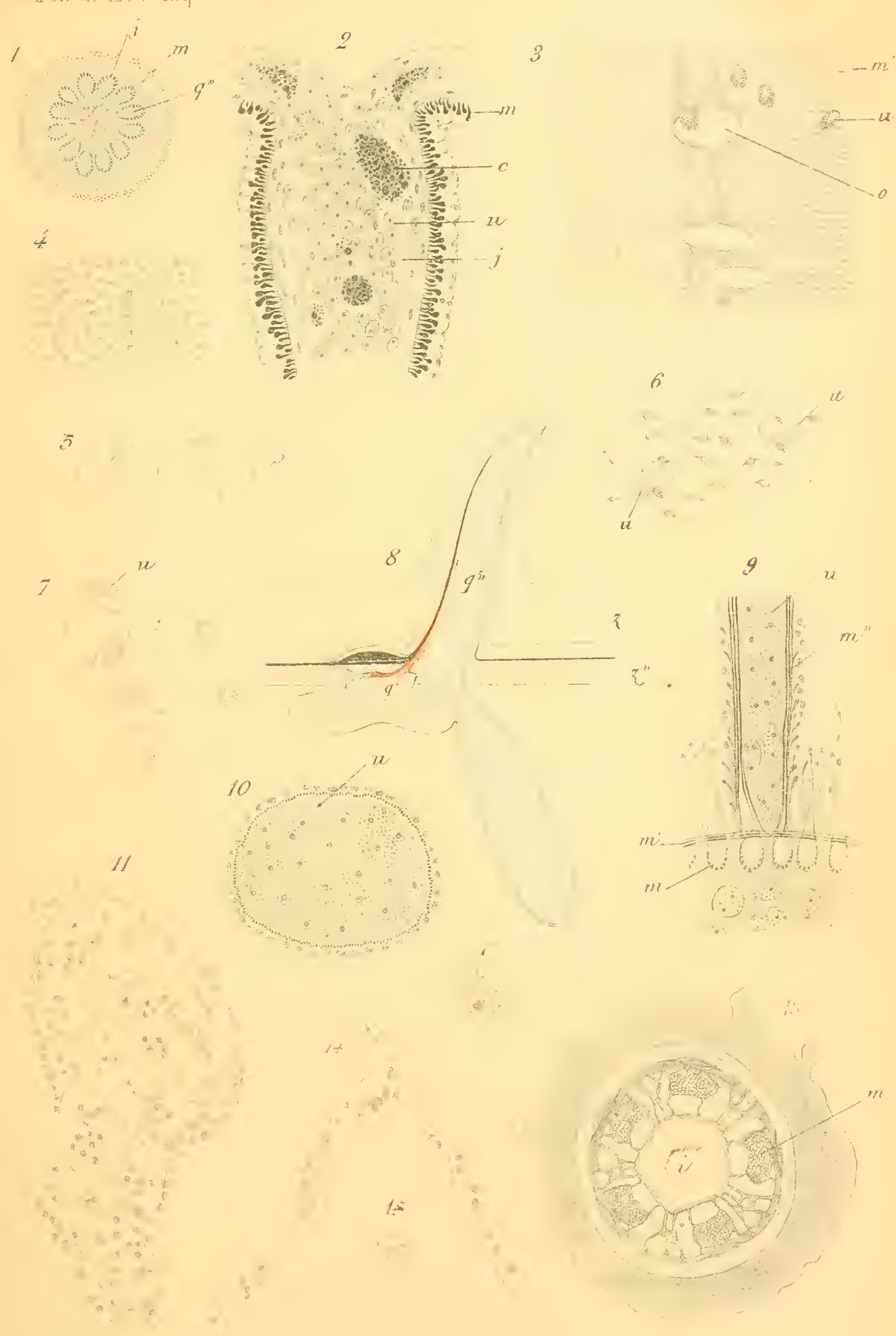
Himely sc.

CUC PLANCI



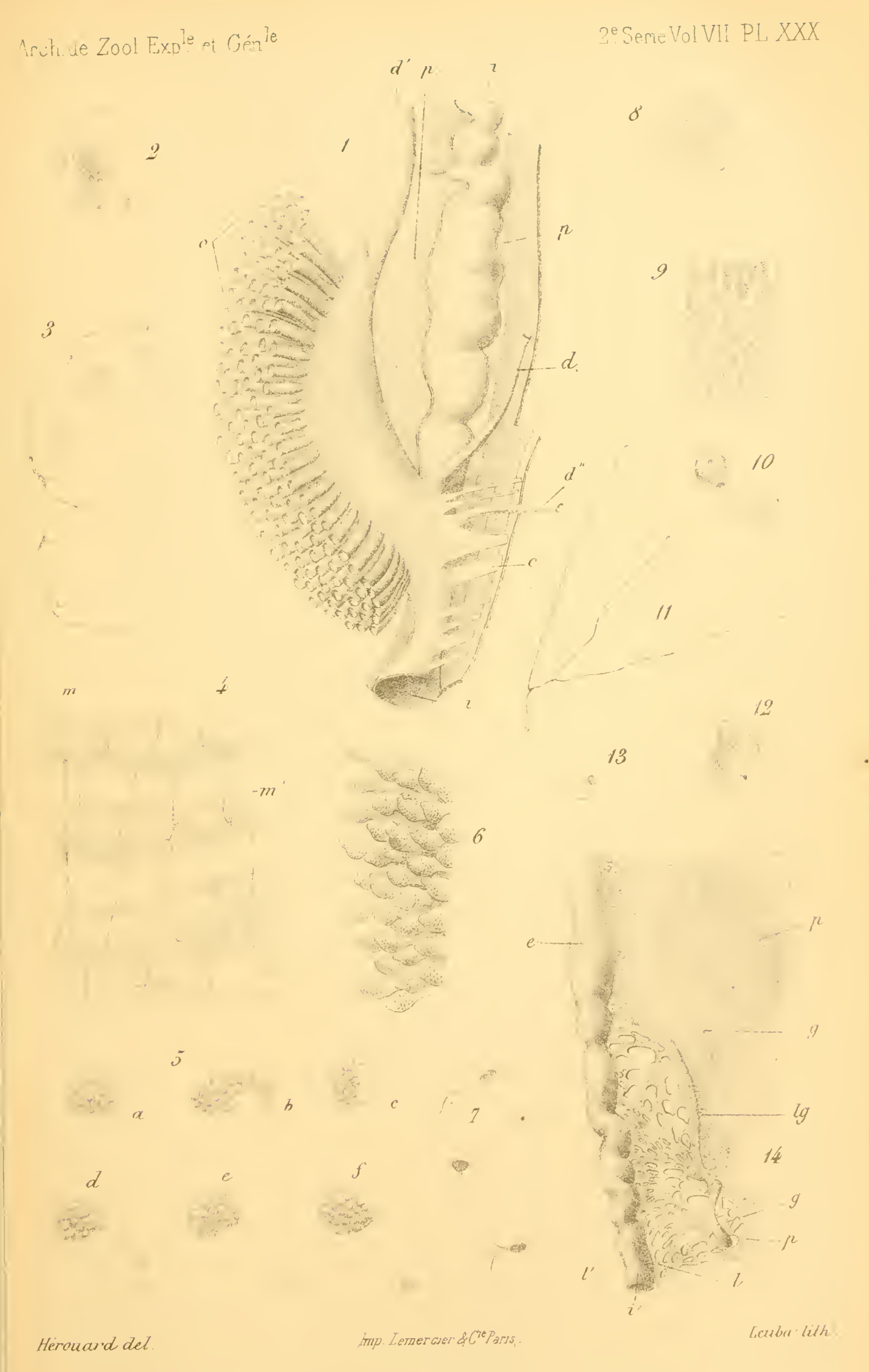
Hérouard del. — Imp. Lemercier & Cie Paris — Leuba lith.

COLOCHIRUS LACAZII, CUCUMARIA PLANCI.



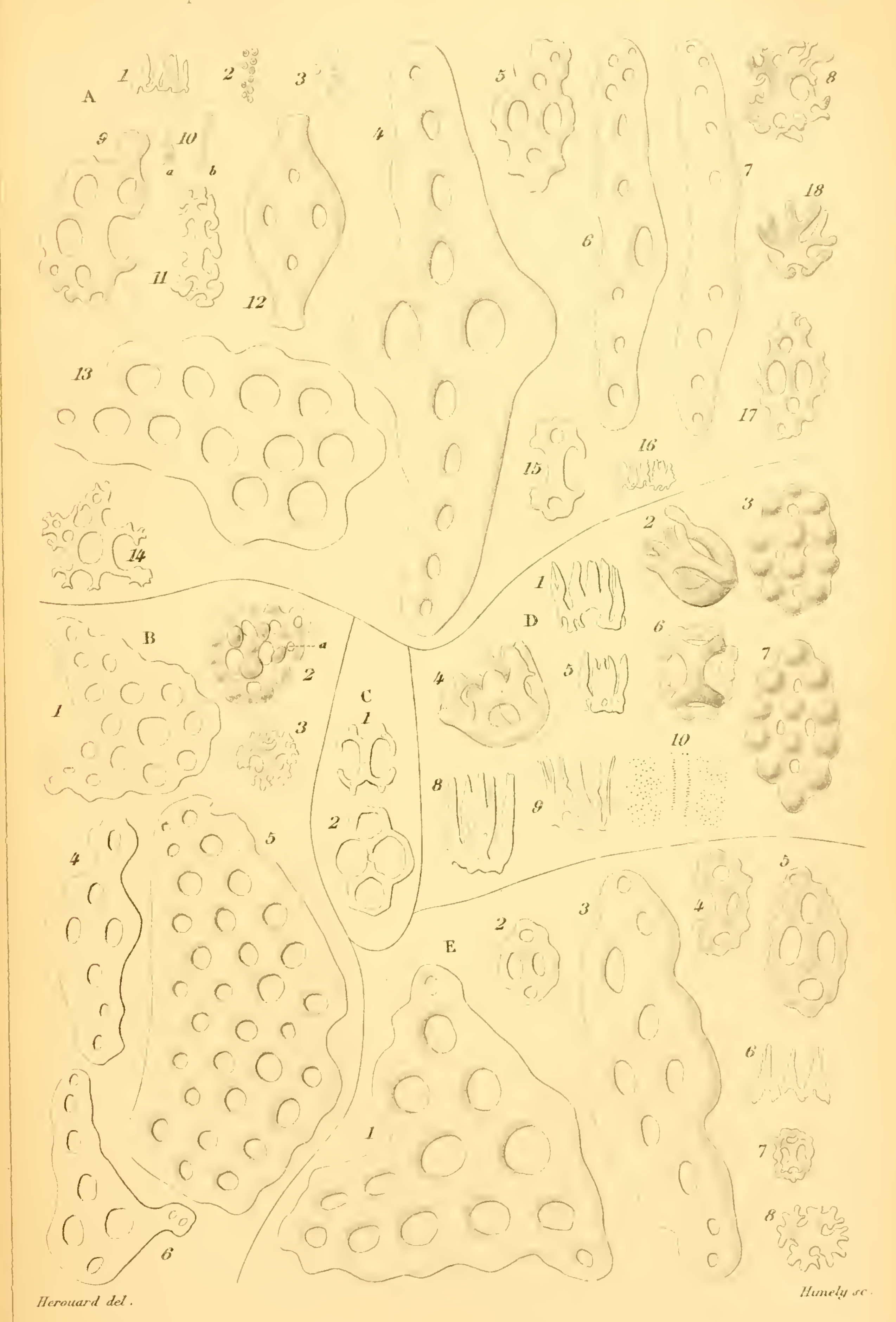
Hérouard del.
Imp Lemercier &Cie Paris
Leuba lith

ASPIDOCHIROTES. DENDROCHIROTES.



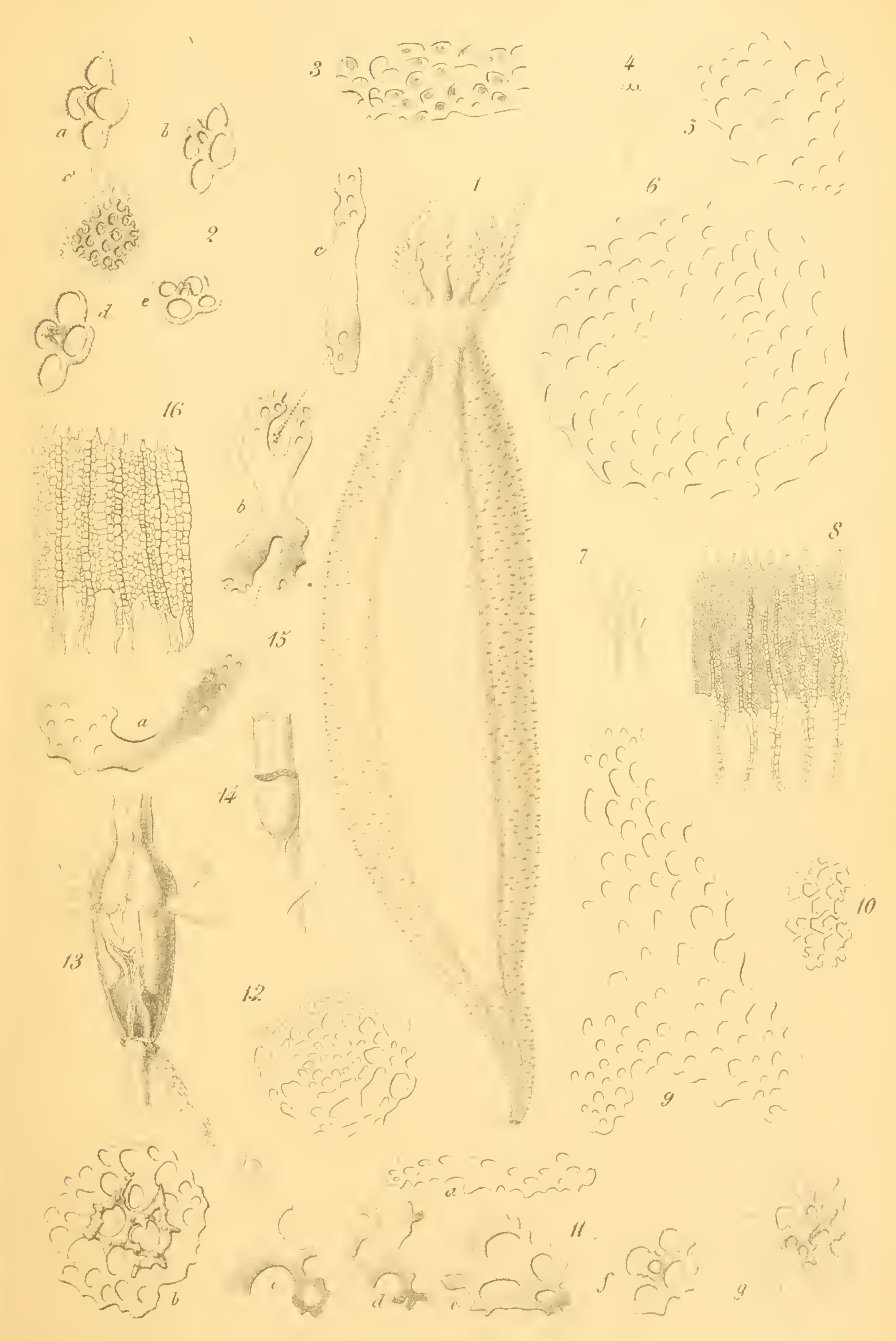
Hérouard del. Imp. Lemercier & Cie Paris. Leuba lith.

HOLOTHURIA CATANENSIS. COLOCHIRUS



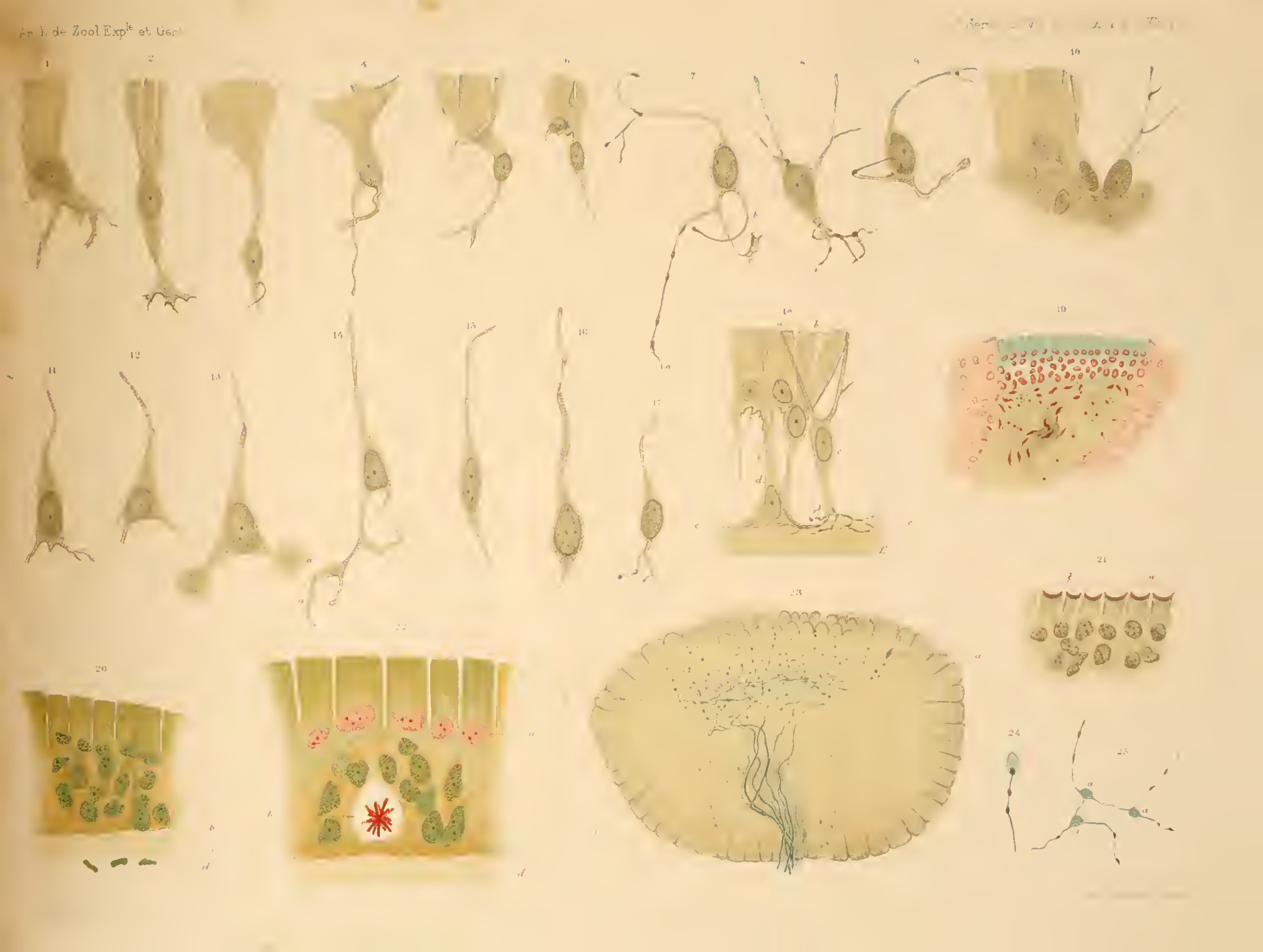
Herouard del. Humely sc.

A. COLOCHIRUS LACAZII

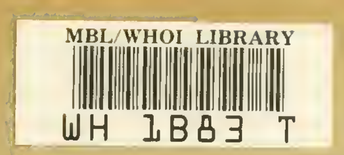


Hérouard del. Imp. Lemercier & Cie Paris Leuba lith.

THYONE.






MBL/WHOI LIBRARY
WH 1B83 T